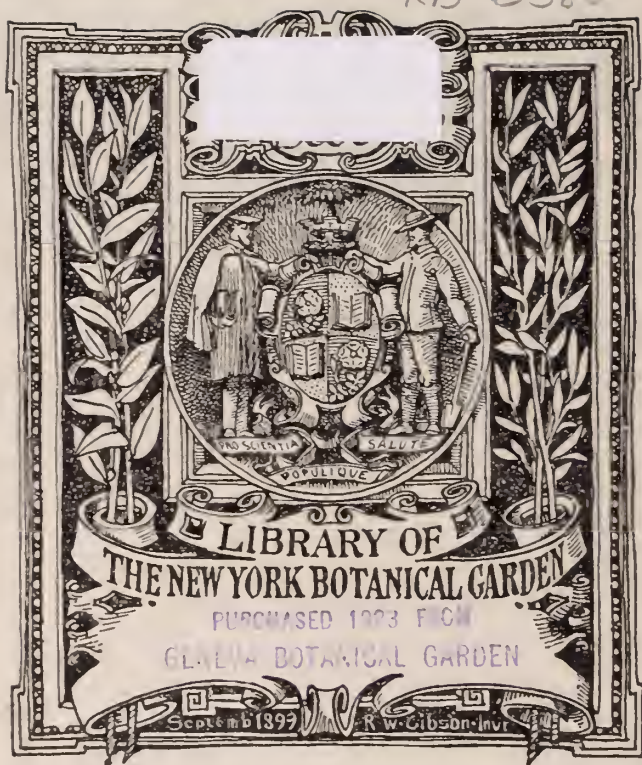




XB E386









# Beihefte

zum

# Botanischen Centralblatt.

---

Original-Arbeiten.

---

Herausgegeben

von

Geh. Regierungsrat Prof. Dr. O. Uhlworm  
in Berlin.

---

Band XXXIII.

Erste Abteilung:

Anatomie, Histologie, Morphologie und Physiologie der Pflanzen.

Mit 9 Tafeln und 187 Abbildungen im Text.

---

1917

Verlag von C. Heinrich  
Dresden-N.

# Inhalt.

	Seite
Wille, Anatomisch-physiologische Untersuchungen am Gramineenrhizom. Mit 5 Tafeln . . . . .	1—70
Voß, Über Unterschiede im anatomischen Bau der Spaltöffnungen auf Ober- und Unterseite der Laubblätter einiger Dikotylen. Mit 164 Abbildungen im Text . . . . .	71—128
Meyer, Die Stelärtheorie und die neuere Nomenklatur zur Beschreibung der Wasserleitungsbahnen der Pflanzen. Mit 1 Abbildung im Text . . . . .	129—168
Böhmker, Beiträge zur Kenntnis der floralen und extrafloralen Nektarien . . . . .	169—247
Bobilioff-Preißer, Beobachtungen an isolierten Palsaden- und Schwammparenchymzellen. Mit 2 Tafeln	248—274
Hauri, Anatomische Untersuchungen an Polsterpflanzen nebst morphologischen und ökologischen Notizen. Mit 16 Abbildungen im Text . . . . .	275—293
Lingelsheim, Verwachsungserscheinungen der Blattränder bei Arten der Gattung <i>Syringa</i> . Mit 2 Tafeln	294—297
Solereder, Über die Cyanocysten von <i>Cyanastrum cordifolium</i> Oliv., mit Bemerkungen über die systematisch-anatomischen Merkmale von <i>Cyanastrum</i> .	298—302
Hertel, Das Zittern der Laubblätter. Mit 6 Abbildungen im Text . . . . .	303—308
Leick, Über Wärmeproduktion bei keimenden Samen	309—338
Blum, Zur Kenntnis der Größe und Schwankung des osmotischen Wertes . . . . .	339—445

# Beihefte

zum

# Botanischen Centralblatt.

---

Original-Arbeiten.

---

Herausgegeben

von

Geh. Regierungsrat Prof. Dr. O. Uhlworm  
in Berlin.

---

Band XXXIII.

Erste Abteilung:

Anatomie, Histologie, Morphologie und Physiologie der Pflanzen.

Heft 1.

---

1916

Verlag von C. Heinrich  
Dresden-N.

Ausgegeben am 31. März 1916.

## Inhalt.

	Seite
Wille, Anatomisch-physiologische Untersuchungen am Gramineenrhizom. Mit 5 Tafeln . . . . .	1—70
Voß, Über Unterschiede im anatomischen Bau der Spaltöffnungen auf Ober- und Unterseite der Laubblätter einiger Dikotylen. Mit 164 Abbildungen im Text. . . . .	71—128

---

Die Beiträge erscheinen in zwangloser Folge. Jeder Band umfaßt 3 Hefte. Preis des Bandes M. 16.—.

---

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen oder direkt vom Verlage C. Heinrich, Dresden-N.

---

Zusendungen von Manuskripten und Anfragen redaktioneller Art werden unter der Adresse: Geh. Regierungsrat Professor Dr. O. Uhlworm, Berlin W., Hohenzollerndamm 4, mit der Aufschrift „Für die Redaktion der Beihefte zum Botanischen Centralblatt“ erbeten.

---

# Anatomisch-physiologische Untersuchungen am Gramineenrhizom.

Von

Fritz Wille aus Basel.

Mit Tafel I bis V.

## 1. Vorwort.

Seit den Untersuchungen Schwendeners über „Das mechanische Prinzip im anatomischen Bau der Monokotylen“ (43) wurden die Gräserrhizome nicht mehr eingehender untersucht. A. Volkart faßte neben eigenen Untersuchungen die bekannten Tatsachen in dem allgemeinen Teil der Gramineen von Kirchner, Loeb und Schröter „Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas“ zusammen (55). Seine Anregungen waren die Veranlassung zur vorliegenden Arbeit.

Die unterirdischen Rhizome, die ich hier behandle (von wenigen Ausnahmen abgesehen), entstehen meist aus extravaginalem Trieben; sie haben Niederblätter und sind in der Regel wenig verzweigt.

Im ersten Teil der Arbeit sollen die anatomischen Unterschiede im Bau der Gräserrhizome untersucht werden, indem die Gewebesysteme besprochen werden; in einem zweiten Teil soll sie versuchen, auf die kausalen Faktoren dieser Rhizomstruktur einzugehen.

Um den Einfluß des Bodens zu untersuchen, wurden im Versuchsfeld Adlisberg der Eidgen. Forstlichen Centralanstalt einige Versuche angestellt, und ich möchte Herrn Prof. Engler für das mir während einiger Jahre bewiesene Entgegenkommen durch Überlassung einer Parzelle Landes meinen besten Dank an dieser Stelle aussprechen.

Die Arbeit habe ich angefangen während meiner Assistentenzeit im pflanzenphysiologischen Institut der Eidgen. Technischen Hochschule in Zürich (Vorstand Prof. Dr. P. Jaccard) und fertiggestellt unter Leitung von Prof. Dr. H. Schellenberg, denen ich zu größtem Dank verpflichtet bin.

## 2. Das Untersuchungsmaterial.

Die Untersuchung sollte sich im großen und ganzen auf unsere einheimischen Gräser beschränken; um aber für den sehr interessanten und weniger verbreiteten Typus der Stärkegräser noch mehr Repräsentanten zu erhalten, wurden noch einige mediterrane und außereuropäische Arten mituntersucht. Für die Bestimmung benutzte ich, soweit es frisches Material betraf, die Synopsis von Ascherson und Gräbner (3). Dieses Werk ist für meinen Zweck von besonderer Bedeutung, weil die Varietäten dort viel ausführlicher behandelt und weil dort mehr detaillierte Standortsangaben zu finden sind, als das in der Schweizerflora von Schinz und Keller (41) der Fall ist. Das einheimische Material wurde teils selbst auf Exkursionen gesammelt, teils stammt es aus dem Versuchsfeld der schweizerischen Samenkontrollstation Zürich; eine größere Anzahl von Arten konnte ich aus den Herbarien des Botanischen Museums der Eidgen. Techn. Hochschule entnehmen (Vorstand Prof. Dr. C. Schröter); es betrifft dies sowohl einheimische als auch ausländische Arten.

Bei der Auswahl des Materials wurde in erster Linie darauf Bedacht genommen, aus möglichst vielen Triben Vertreter zu bekommen, um zeigen zu können, wie sich die beiden zu definierenden Typen der Stärke- und Zuckergräser in allen Triben verhalten; sodann wurde gestrebt, aus einzelnen Gattungen möglichst viele Arten zu untersuchen, um zu eruieren, inwieweit der Gattungscharakter durch äußere Verhältnisse geändert wird.

Die Zahl der untersuchten Arten und Varietäten beträgt 83. Die Verteilung des Untersuchungsmaterials auf die verschiedenen systematischen Einheiten zeigt die nachfolgende Zusammenstellung.

### Einteilung der Gräser nach der Synopsis von Ascherson und Gräbner.

#### I. *Panicoideae*.

##### 1. Trib. *Coleanthaceae*.

##### 2. Trib. *Oryzaceae*.

*Oryza clandestina* A. Br.

*Oryza hexandra* Doell.

*Lygeum spartum* Loeffl.

*Luxiola peruviana* J. F. Gmel.

##### 3. Trib. *Phalarideae*.

*Phalaris arundinacea* L.

*Hierochloë odorata* Wahlenb.

##### 4. Trib. *Andropogoneae*.

###### α. Subtrib. *Saccharinae*.

###### β. Subtrib. *Andropogoninae*.

*Andropogon Halepensis* Brot.

*Andropogon gryllus* Linn.

##### 5. Trib. *Zoisieae*.

6. Trib. *Panicaceae*.

- Paspalum Michauxianum* Kunth.  
*Paspalum plicatum* Pers.  
*Panicum virgatum* L.  
*Panicum repens* L.  
*Panicum undulatifolium* Arduino.  
*Pennisetum villosum* Brown.  
*Gymnothrix latifolium* Schult.

II. *Poicoideae*.1. Trib. *Chlorideae*.

- Cynodon dactylon* Pers.

2. Trib. *Stupeae*.

- Milium effusum* L.  
*Stipa calamagrostis* Wahlenb.

3. Trib. *Nardeae*.4. Trib. *Agrosteae*.α. Subtrib. *Miborinae*.β. Subtrib. *Phleinae*.

- Alopecurus bulbosus* Gouan.  
*Alopecurus alpinus* L.  
*Phleum pratense* η. *alpinum* Schreb.  
*Phleum pratense* δ. *nodosum* Schreb.

γ. Subtrib. *Agrostinae*.

- Cinna mexicana* Beauv.  
*Sporobolus arenarius* Duv. Jouve  
*Agrostis canina* L.  
*Agrostis alba* c. *prorepens* Aschers.  
*Calamagrostis tenella* Link.  
*Calamagrostis calamagrostis ramosa* Beck.  
*Calamagrostis neglecta* Pal.  
*Calamagrostis varia* Host.  
*Calamagrostis arundinacea* Roth.  
*Calamagrostis epigeios* Roth.  
*Calamagrostis pseudophragmites* Baumg.  
*Calamagrostis villosa* Mutel.  
*Calamagrostis arenaria* Roth.

5. Trib. *Aveneae*.

- Holcus mollis* L.  
*Avena elatior* b. *vulgaris* Fr.  
*Avena pubescens* Huds.  
*Avena alpina* Smith.  
*Avena filifolia* Lagasca.  
*Trisetum flavescens* P. Beauv.  
*Trisetum spicatum* Richter.  
*Trisetum distichophyllum* P. Beauv.  
*Aera flexuosa* L.

6. Trib. *Pappophoreae*.

- Sesleria coerulea* Scop.



7. Trib. *Arundineae*.*Arundo phragmites* L.*Diplachne serotina* Link.8. Trib. *Festuceae*.a. Subtrib. *Melicinae*.*Melica uniflora* Betz.*Melica nutans* L.*Melica ciliata* L.β. Subtrib. *Koeleriinae*.γ. Subtrib. *Eragrostinae*.δ. Subtrib. *Poinae*.*Aeluropus litoralis* Parl.*Poa minor* Gaud.*Poa Cenisia* All.*Poa caesia* Smith.*Poa nemoralis* L. I *vulgaris* Gaud.*Poa compressa* P. *arenosa* Schur.*Poa hybrida* Gaud.*Poa protensis* β. *angustifolia* Smith.ε. Subtrib. *Festucinae*.*Brixia media* L.*Catabrosa aquatica* P. Beauv.*Glyxeria fluitans* R. Br.*Glyxeria plicata* Fries.*Glyxeria aquatica* Wahlenb.*Festuca rubra* var. *genuina* Hackel.*Festuca rubra* var. *fallax* Hackel.*Festuca pulchella* Schrad.*Festuca myurus* L.ζ. Subtrib. *Grappheporinae*.η. Subtrib. *Cynosurinae*.θ. Subtrib. *Brominae*.*Bromus inermis* Leyss.*Bromus erectus* Huds. B. II *longiflorus* A. u. G.9. Trib. *Hordeae*.a. Subtrib. *Hordeinae*.*Brachypodium pinnatum* P. Beauv.*Brachypodium ramosum* Roem. et Schult.*Brachypodium mucronatum* Willk.*Triticum repens* γ. *majus* Döll.*Triticum repens* δ. *glauco* Döll.*Triticum euepense* b 2 *litorale* A. u. Gr.*Triticum intermedium* Host.*Triticum trichophorum* II *Goiranicum* A. u. G.*Triticum junceum* L.*Triticum repens* × *junceum* A. u. G.*Triticum cristatum* Schreb.*Triticum dasyanthum* Led.*Hordeum europaeum* All.β. Subtrib. *Loliinae*.III. *Bambusoideae*.10. Trib. *Arundinarieae*.*Phyllostachys nigra* Munro.

### 3. Anatomische Verhältnisse.

#### a. Das Bildungsgewebe.

Auf die feinere anatomische Struktur des Bildungsgewebes, auf die histologischen Teilungsvorgänge etc. wird in vorliegender Arbeit nicht eingegangen. Nach Douliot (9, pag. 180) sollen drei Initialen vorkommen, währenddem es sonst bei Monokotylen nur deren zwei sind, was aber nach den Angaben von L. Klein sehr fraglich ist (59, pag. 180).

#### b. Das Hautgewebe.

Die Hauptaufgabe des Hautgewebes bei den unterirdischen Rhizomen dürfte je nach dem Standort der Pflanze eine verschiedene sein. Ein Schutz der innen gelegenen Gewebe gegen die Außenwelt ist die allgemeine Funktion. Dieselbe kann sich aber ändern, je nach dem Faktor, gegen den der Schutz wirksam sein soll. Gerade unter dem Hautgewebe folgt die Rinde; diese dient in erster Linie der Reservestoffspeicherung. Sie ist an und für sich ein schwaches Gewebe; ihre Entwicklung ist aber meist eine mächtige; so daß sie oft bis zwei Drittel des ganzen Rhizomquerschnittes einnimmt. Schutz der Reservespeicher und der Querschnittsform sind die beiden erforderlichen Funktionen. Bei Hygrophyten muß neben der Rinde das oft reichlich entwickelte Durchlüftungssystem gegen das Eindringen von Wasser geschützt, bei Xerophyten soll hingegen eine allzu große Transpiration verhindert oder doch herabgesetzt werden. Diese verschiedenen physiologischen Bedürfnisse erzeugen Veränderungen, die aber in ihrem groben anatomischen Endresultat übereinstimmen.

#### Die Epidermis.

Ihre Rolle ist eine doppelte. Zuerst kommt ihre mechanische Bedeutung und dann die eines Wasserreservoirs, wie von Westermaier (57, pag. 45) nachgewiesen wurde, in Betracht. Bedingung für den zweiten Punkt sind Dünnwandigkeit der radialen Wände, eventuell auch starke Tüpfelung; sodann noch in einigen Fällen die Kegel- oder Knötchenzellen, die ein totales Kollabieren der Wände verhindern. Solche Wasserreservoirs kommen aber nur bei wenigen Vertretern in Betracht, wie *Calamagrostis*-Arten, *Hierochloa* etc.

Bei den meisten älteren Rhizomen wäre es leichterdings möglich, die Epidermis als zwei- bis mehrschichtig zu bezeichnen. E. Pfitzer (34, pag. 54) spricht nur dann von mehrschichtiger Epidermis, wenn dieselbe durch tangentielle Teilung der Epidermis, von Hypodermis, wenn die epidermisähnlichen Zellen aus Grundgewebe resp. Rinde hervorgegangen sind. In unserem Falle ist die Epidermis nur einschichtig, indem Schnitte durch die sukzessiven Internodien nie tangentielle Querwände der Epidermis zeigten. Die Hypodermis tritt meist schon sehr früh auf; sie bildet im Jugend-

stadium zwar noch keinen kontinuierlichen Ring, ist von der Rinde aber doch gut zu unterscheiden.

Was die Form der Epidermiszellen, im Querschnitt betrachtet, anbelangt, so sind hier ziemliche Differenzen zu beobachten. Wir können verschiedene Typen unterscheiden, je nach dem Verlauf der Oberfläche und der Gestalt der Lumina, ähnlich wie es Blau (5, pag. 12) anlässlich seiner *Juncus*-Untersuchung getan hat.

Typ. I: Zellen sind  $\pm$  blasig emporgewellt, so daß die Oberfläche einen  $\pm$  welligen Verlauf zeigt (Fig. 1).

Typ. II: Zellen nach außen scharf winklig begrenzt, so daß der von den Außen- und Seitenwänden gebildete Winkel ein rechter ist (Fig. 2).

Typ. III: Den Seitenwänden entsprechen auf dem Schnitt betrachtet kleine krustenförmige Epidermisaufsätze (Fig. 3).

Typ. IV: Zellen mit fast punktförmigem Lumen (Fig. 4).

ad Typ. I: *Oryza clandestina*, *Hierochloë odorata*, *Andropogon Halepensis*, *Panicum virgatum*, *P. undulatifolium*, *P. repens*, *Milium effusum*, *Alopecurus alpinus*, *Phleum nodosum*, *Ph. alpinum*, *Agrostis alba*, *A. canina*, *Cinna mexicana*, *Calamagrostis epigeios*, *C. pseudophragmites*, *C. tenella*, *C. villosa*, *C. varia*, *C. arenaria*, *Holcus mollis*, *Trisetum flarescens*, *T. spicatum*, *T. distichophyllum*, *Avena pubescens*, *A. pratensis alpina*, *Sesleria coerulea*, *Diplachne serotina*, *Melica uniflora*, *M. mutans*, *Poa pratensis*, *P. minor*, *P. caesia*, *Aeluropus litoralis*, *Brixa media*, *Glyzeria plicata*, *G. fluitans*, *Catabrosa aquatica*, *Festuca rubra fallax*, *Festuca rubra genuina*, *F. pulchella* (Fig. 1). *F. myurus*, *Bromus inermis*, *Br. erectus longiflorus*, *Brachypodium pinnatum*, *B. ramosum*, *Triticum junceum*, *T. cristatum*, *Hordeum europaeum*.

ad Typ. II: *Oryza hexandra*, *Luziola peruviana*, *Phalaris arundinacea* (Fig. 2). *Gymnothrix latifolium*, *Paspalum plicatum*, *P. Michauxianum*, *Cynodon dactylon*, *Calamagrostis neglecta*, *Aera flexuosa*, *Avena elatior*, *Glyzeria aquatica*, *Brachypodium mucronatum*, *Triticum repens majus*, *T. intermedium*, *T. litorale*, *T. dasycanthum*.

ad Typ. III: *Aruulo phragmites*, *Poa compressa*, *P. Cenisia*, *P. hybrida*, *P. nemoralis* (Fig. 3), *Triticum repens glaucum*.

ad Typ. IV: *Luziola peruviana*, *Lygeum spartum*, *Stipa calamagrostis*, *Alopecurus bulbosus*, *Sporobolus arenarius*, *Cynodon dactylon* (Fig. 4).

Die Form ist eine rechteckige und zwar meist fast quadratische. Doch kommen auch Ausnahmen vor, wie ganz flachgedrückte tafelförmige und ganz schmale hochgestellte Zellen. Zu ersteren gehören z. B. *Triticum repens majus*, *T. cristatum*, *T. dasycanthum*, *Cinna mexicana*, *Paspalum plicatum* (Fig. 7), *Poa nemoralis*, *P. hybrida*, *Trisetum distichophyllum*, zu letzteren z. B. *Melica mutans*, *Brixa media*, *Agrostis alba*, *Alopecurus bulbosus*, *Calamagrostis epigeios* (Fig. 5). Dazwischen steht die Großzahl der Fälle.

Im Flächenschnitt betrachtet, haben wir die reichliche Differenzierung der Gramineenepidermis, wie sie von Grob (17) von

seinen Blattuntersuchungen her bekannt ist. Es treten beim Rhizom aber mannigfache Unterschiede auf. Eine Differenzierung je nach dem darunter liegenden Gewebe, d. h. ob Rinde, Sklerenchym etc., konnte ich bei mannigfachen Schnitten nicht beobachten. Eine allfällige vorhandene Hypodermis begleitet die Epidermis im ausgewachsenen Stadium in ihrem ganzen Umfang. Meist folgt dann nach innen bis zur Endodermis oder zu den ersten Gefäßen eine vielschichtige Rinde. Die wenigen Ausnahmen, die bei den von mir untersuchten Gräsern überhaupt in Betracht kommen könnten, sind *Panicum undulatifolium* (oberird. Rhizom), *Poa pratensis* und *Holcus mollis*, bei denen  $\pm$  regelmäßig subepidermale Rippen vorkommen. Bei *Poa* und *Holcus* ist aber eine Hypodermis vorhanden, und es ist die Rindenschicht bis zur Gesamtscheide von so geringer Mächtigkeit, daß von keinem Einfluß auf die Epidermisentwicklung gesprochen werden kann. Eine gewisse Änderung in der Struktur tritt auch meist gegen die Knotenstellen hin auf: die Differenzierung ist hier eine geringere. Im Allgemeinen sind hier die Langzellen bedeutend kürzer; die Kurzzellen scheinen dadurch bedeutend zahlreicher vertreten.

Ganz allgemein ist die Streckung der Hauptzahl der Epidermiszellen in der Längsrichtung. In den meisten Fällen traf ich Lang- und Kurzzellen; doch kommen auch Fälle vor, wo die Kurzzellen stark zurücktreten oder auch ganz fehlen können (z. B.: *Hierochloa odorata*, die meisten *Calamagrostis*-Arten, *Brixa media*, *Festuca pulchella*, *F. myurus* usw.) Im Vergleich mit dem Blatt fehlen dann eine ganze Reihe von Elementen, die im Blatte sonst vorkommen können, z. B. die Querzellen, die bastförmigen Epidermiszellen, Winkelhaare, reine Kurzzellreihen (die einzige hier konstatierte Ausnahme ist *Glyceria fluitans*, deren Rhizom ober- oder auch unterirdisch sein kann). Die Einteilung von Grob (17, pag 22 ff.) in Streifen und Felder fällt beim Rhizom ohne weiteres weg; wenigstens gelang es mir selten, durchgreifende Änderungen in der Struktur feststellen zu können. Als Ausnahmen wäre hier eventuell anzuführen, daß bei einzelnen Arten die Spaltöffnungen in Reihen angeordnet sind; es betrifft dies folgende Arten: *Pennisetum villosum*, *Gymnothrix latifolia*, *Cynodon dactylon*, *Phleum nodosum*, *Calamagrostis arundinacea*, *C. arenaria*, *Arundo phragmites*. Ebenso sind bei *Phalaris arundinacea* die Kurzzellen oft in gewissen Teilen zahlreicher wie in andern; da aber die Unterlage immer die gleiche ist, nämlich eine mehrschichtige Hypodermis, so ist diese Erscheinung jedenfalls mehr zufälliger Art und ohne größere Bedeutung.

Die Langzellen bilden den Grundstock der Epidermis. Ihre Form ist meist eine übereinstimmende. Entweder sind sie rektangulär oder dann hexagonal; letzteres trifft nur selten zu. Zugespitzte Langzellen kommen bei vielen Arten auch gelegentlich vor. In allen diesen Fällen können die Wände glatt oder gewellt sein, oder dann zahnartige Fortsätze besitzen (Fig. 8—14). Die Dicke der Membran variiert dabei von Art zu Art und kann fast bis zum Schwunde des Lumens fortschreiten (z. B. *Phyllostachys*



*nigra*). Die Tüpfelung der Wände ist eine häufige Erscheinung. Ambronn (1, pag. 100ff.) sprach seinerzeit die Meinung aus, daß die Tüpfelung in den Außenwänden eine seltene Erscheinung sei. Die beschriebenen Fälle beruhen nach ihm meist auf Membranfalten, also auf Täuschung; als richtiges Beispiel gibt er z. B. *Bambusa* an (1, pag. 107). Bei den meisten Gräsern, die nur oder hauptsächlich Langzellen besitzen, habe ich typische Tüpfel getroffen. Die gleiche Erscheinung tritt aber auch bei vielen anderen Arten auf, z. B. *Calamagrostis arvenaria*, *Luziola peruviana*; daß es sich in sehr vielen Fällen um eine Täuschung handelt, ist zwar richtig. Eine andere Verdickungsmodifikation der Zellwände, die Grob (17) nicht erwähnt, tritt gelegentlich auf, nämlich kleine, mit Chlorzinkjod sich gelb färbende, im polarisierten Licht nicht leuchtende Höcker, die lebhaft an die cellules à fond conique von Duval-Jouve (10, pag. 227—234) erinnern (Fig. 11, 8), die aber bis jetzt den Gräsern abgesprochen wurden. Der größte Längendurchmesser dieser kleinen Kegelchen, die deutliche Schichtung zeigen, liegt immer in der Längsrichtung der Zelle. Solche Höcker finden sich oft zu mehreren in einer Zelle; meist liegen auch zwei einander gegenüber an den sich berührenden Längswänden. Diese Kegel finden sich nicht in allen Arten eines Flächenschnittes gleich zahlreich, und ich frage mich daher, ob sie mit den Duval-Jouve'schen Gebilden als identisch aufzufassen seien. Diese Zellform fand sich bei den meisten *Calamagrostis*-Arten, dann bei *Phalaris*, *Milium* etc.

Die chemische Beschaffenheit der Epidermiszellen ist mit Ausnahme der beiden, schon durch ihren Namen sich charakterisierenden Kork- und Kieselkurzzellen variabel. Zum Nachweis wurde vor allem Phloroglucin-Salzsäure benützt; daneben Chlorzinkjod in zweifelhaften Fällen als Ligninreagens. Anilinsulfat erwies sich wegen der schon an und für sich gelblichen Färbung der Korkkurzzellen und der Endodermis als wenig zutreffend. Sudan III wurde schließlich als Kontrollfärbung für die Kutikula und zweifelhaft verkorkte Membran verwendet. Zuletzt ergaben Färbungen mit Safranin und Hämatoxylin oft wieder Auskunft, wo die obigen gewöhnlich benutzten Reaktionen ausblieben; besonders beim Vergleich der Farbennüancen der Endodermis mit der fraglichen Membran. Die Ligninreaktion ist oft sehr schwer zu beurteilen. Sich mit Phloroglucin-Salzsäure typisch rot färbendes Lignin der benachbarten Xylemstränge zeigte in der Epidermis keine Spur von Rötung. Nachkontrolle mit Chlorzinkjod, Sudan III, Safranin zeigten aber einwandsfrei die Ligninreaktion der Langzellen an. Wir haben es hier wahrscheinlich mit Mischung verschiedener Stoffe zu tun. Diese Annahme scheint berechtigt, weil etwa einmal der untere und innere Teil einer Zelle sich etwa bis zur halben Zellhöhe rot, der äußere aber gelb färbte, und hier deutlich Verkorkung nachzuweisen war. — Für die folgende Zusammenstellung über die chemische Beschaffenheit wurden nur ausgewachsene Rhizome verwendet, da nur sie unter sich vergleichbar sind.

Aus Zellulose bestehend (mit starker Kutikula) erwiesen sich: *Agrostis canina*, *Phleum alpinum*, *Calamagrostis arundinacea*, *Avena pratensis*, *Poa minor*, *Festuca rubra fallax*.

Verholzt waren: *Oryza hexandra*, *Lygum spartum*, *Luziola peruviana*, *Phalaris arundinacea*, *Hierochloa odorata*, *Andropogon gryllus*, *Paspalum Michauxianum*, *Gymnothrice latifolium*, *Cynodon dactylon*, *Milium effusum*, *Alopecurus atpinus*, *Phleum nodosum*, *Cinna mexicana*, *Sporobolus arenarius*, *Agrostis alba*, *Calamagrostis tenella*, *C. neglecta*, *C. varia*, *C. arundinacea*, *C. epigeios*, *C. pseudo-phragmites*, *C. villosa*, *C. arenaria*, *Holcus mollis*, *Avena pubescens*, *Trisetum flarescens*, *T. distichophyllum*, *Acer flexuosa*, *Sesleria coerulea*, *Arundo phragmites*, *Diplachne serotina*, *Melica uniflora*, *M. ciliata*, *M. nutans*, *Aeluropus litoralis*, *Poa Cenisia*, *P. caesia*, *P. hybrida*, *P. pratensis*, *Briia media*, *Catabrosa aquatica*, *Glyceria fluitans*, *G. plicata*, *G. aquatica*, *Festuca rubra fallax*, *F. myurus*, *F. pulchella*, *Bromus inermis*, *Brachypodium ramosum*, *B. pinnatum*, *Triticum repens majus*, *T. repens glaucum*, *T. litorale*, *T. intermedium*, *T. Goiranicum*, *T. cristatum*, *T. dasyanthum*, *Hordeum europaeum*, *Phyllostachys nigra*.

Korkreaktion trat ein bei: *Panicum virgatum*, *P. repens*, *Andropogon Halepensis*, *Stipa calamagrostis*, *Cynodon dactylon*, *Calamagrostis calamagrostis*, *Avena elatior*, *Poa nemoralis*, *P. compressa*, *Brachypodium mucronatum*.

Teils verholzt, teils verkorkt waren: *Oryza clandestina*, *Paspalum plicatum*, *Panicum undulatifolium*, *Pennisetum villosum*, *Alopecurus bulbosus*, *Trisetum spicatum*, *Bromus erectus*, *Triticum junceum*.

Die Kurzzellen. Die gesamte Literatur über diesen Gegenstand ist bei Grob (17, pag. 98 ff.) völlig berücksichtigt, und neue Untersuchungen sind seit seiner umfassenden Darstellung nicht mehr hinzugekommen. Er unterscheidet Kork- und Kieselkurzzellen.

Die Untersuchungsweise war die von Grob (17, pag. 15) angegebene. Die Schnitte wurden mit Phenol gekocht; eigentlich noch bessere Resultate erhielt ich nach Behandlung mit Ean de Javelle oder dem Schulzeschen Mazerationsgemisch und nachheriger Färbung mit Sudanglyzerin in der Wärme oder Chlorzinkjod in der Kälte. Aber auch bei ungefärbten Schnitten kann man mit einiger Übung Kiesel- und Korkkurzzellen unterscheiden, ev. unter Zuhilfenahme von polarisiertem Licht.

Die Kurzzellen sind quergestreckt (seltener längs), meist isodiametrisch und immer kleiner als die Langzellen. Bei Xerophyten können sich die Langzellen in ihrer Form stark nähern, so daß sie dann zum Verwechseln ähnlich sehen; wenigstens kommen bei *Andropogon Halepensis* Zellen vor, die sich nur durch ihr chemisches Verhalten (nicht Färbung mit Sudan III und durch ihre andere Farbe von den Kieselzellen) von den Kurzzellen unterscheiden lassen.

E. Pfitzer (34, pag. 556) will allgemein die Kurzzellen als Spaltöffnungsmutterzellen ansehen, die in ihrer Entwicklung stehen geblieben sind, ähnlich wie es schon Sorauer tat. (48; pag. 8, 17.)

Spaltöffnungen, Trichome und Kurzzellen haben nach den beiden Autoren den gleichen Ursprung. Bei Trichomen und Kieselzellen scheinen in der Tat solche Übergänge stattzufinden, nicht aber bei den Spaltöffnungen. Es kommen nämlich Kieselzellen vor, die in Form, Lage und Membranbeschaffenheit im Flächenschnitt kaum von kleinen Stachelhaaren zu unterscheiden sind. Aus der fertigen Lagerung auf diese Erklärung schließen zu wollen, ist unmöglich. Wenn auch der ontogenetische Ursprung der gleiche sein mag, so ist damit doch gar nichts von der physiologischen Leistung dieses Gebildes bewiesen, und das ist doch zuletzt die Hauptsache. Die reihenweise Anordnung der Spaltöffnungen spricht dagegen, ebenso auch die Änderung der Zellstruktur um die Spaltöffnungen herum, wie sie etwa einmal vorkommt, z. B. bei *Phyllostachys nigra*. Vereinzelt kommen z. B. bei *Bromus inermis* sich mit Phloroglucin-Salzsäure intensiv rot färbende Kurzzellen vor, die aber jedenfalls identisch sind mit den Fußzellen der sonst bei diesem Rhizome häufigen Haare. Von Interesse sind hier besonders die großen Tüpfel, auf deren mutmaßliche physiologische Bedeutung später noch einzugehen sein wird.

Die Korkkurzzellen (Korkzellen). Die Korkzellen bilden neben den Langzellen den Grundstock der Epidermis; ihr Lumen ist ausnahmsweise verkieselt (z. B. *Phyllostachys nigra*). Ihre Membran ist von variabler Dicke. Die frei an die Langzellen stoßende Wand ist immer stärker kutikularisiert. Ihre Zahl ist im Rhizom immer bedeutend größer als die der Kieselzellen. Sie treten oft in Paaren auf und zwar: Kieselzelle und Korkzelle, Kieselzelle und zwei Korkzellen, oder danu aber allein, letzteres z. B. bei *Brachypodium pinnatum*, *Phyllostachys nigra*. Ganze Reihen (3—6) von Korkzellen hintereinander sind eine ziemlich regelmäßige Erscheinung bei *Panicum virgatum*, *Andropogon Halepensis*; seltener bei *Stipa calamagrostis*. Ihre Form hat wenig charakteristisches. Meist umgeben sie halbmondförmig die kleineren anliegenden Kieselkurzzellen. Charakteristische Formen für bestimmte Spezies aufzustellen, ist unmöglich. Die Figuren 16—36 stellen die vorkommenden Typen dar. Ihre Größe ist meist gleich oder etwas größer, selten kleiner als die der Langzellen; in den meisten Fällen sind sie aber größer als die sie begleitenden Kieselzellen. Die Orientierung ist eine verschiedene; meist steht ihr größter Durchmesser senkrecht auf der Richtung der Langzellen; weniger häufig geht er mit jenem parallel. Die Orientierung der Kieselzellen ist ohne Einfluß auf die der Korkzellen, indem längsgestreckte Kieselzellen quergestreckten Korkzellen entsprechen können, neben längsgestreckten Korkzellen. Bei einigen Arten tragen die Korkzellen regelmäßig ein bis mehrere Kutikularzäpfchen, die sich mit Sudanglyzerin intensiv rot färben und sich so von ihrer Umgebungs scharf abheben, so bei *Calamagrostis neglecta* (Fig. 32, 33), *Aeluropus litoralis*, *Triticum litorale*, *Brachypodium ramosum*, *Paspalum Michauxianum*, *Panicum repens*, *Oryza clandestina* etc.

Die Kieselkurzzellen (Kieselzellen). Ihr Auftreten ist im Rhizom bedeutend spärlicher als im Blatt. Die Kieselzellen sind



homogene Kieselkörper, die von einer verkieselten, nach außen oft kutikularisierten Membran umschlossen werden. Im Innern der Kieselzellen tritt oft eine dunklere Zone auf, so daß die Zelle aus zwei Zonen gebildet erscheint. Es sollen das nach Grob (17; pag. 36) kleine, bläschenförmige Hohlräume sein, die leer sind oder aber festen Inhalt aufweisen können. Ausnahmsweise treten auch mehrere Bläschen pro Zelle auf, so z. B. bei *Melica ciliata*, *Andropogon Halepensis*. Ein Übergang zwischen Kieselzellen und Stachelhaaren scheint, dem anatomischen Bilde nach zu schließen, etwa vorzukommen; oder die Zellen sind in ihrer Entwicklung stehen geblieben. (*Panicum umbulatifolium*, *Trisetum flarescens*.)

Grob (17; pag. 65) gibt eine Zusammenstellung über Kieselzellen und ihre Verteilung nach der Häufigkeit auf die verschiedenen Triben. Beim Rhizom kommen so viele Formen gar nicht vor, und es herrscht viel größere Gleichförmigkeit. Die verschiedenen Formen treten zwar hier in kleiner Anzahl auf; aber nur ist die Vielgestaltigkeit innerhalb der einzelnen Typen eine geringere. Ohne auf Details und Abweichungen eintreten zu können, lasse ich eine kurze Aufzählung der beobachteten Formen folgen; dabei ganz auf der Nomenklatur Grobs (17; pag. 38 ff.) fußend.

Kreuzzellen, z. B. *Paspalum plicatum* (Fig. 53).

Knotenzellen, z. B. *Glyxeria fluitans*, *Trisetum flarescens*, *Poa caesia* (Fig. 42).

Hantelzellen, z. B. *Paspalum plicatum*, *Melica uniflora*, *Glyxeria aquatica* (Fig. 53A).

Sattelzellen, z. B. *Brachypodium ramosum* (Fig. 46).

Reizzellen, z. B. *Oryza clandestina* (Fig. 4).

Kreis- und Ellipsenzellen, z. B. *Trisetum flarescens*, *Calamagrostis neglecta* (Fig. 50).

Stab- und Plättchenzellen, z. B. *Andropogon Halepensis*, *Panicum virgatum* (Fig. 37).

Als weitere Formen wären noch Zellen zu erwähnen, die stark verdickte Wände haben, verkieselt sind, aber viele Tüpfel aufweisen und die in Figur 39 dargestellt sind. Sie sind jedenfalls beide in ihrer Entwicklung stehen gebliebene Trichome.

### Die Kutikula.

Alle Epidermiszellen werden von der Kutikula überzogen. Der Nachweis geschah mit Sudan III nach vorheriger Behandlung mit Eau de Javelle. Die Dicke kann ziemlich variieren; sie erreicht bei *Sporobolus arenarius*, *Cinna mexicana*, *Sesleria coerulca* und *Triticum cristatum* eine große Mächtigkeit. Bei der Angiospermenwurzel soll nach Kroemer (23; pag. 20) eine Kutikula fehlen, und es ist interessant, wie gerade in diesem Punkt die Rhizome den oberirdischen Stengeln näher stehen.

### Die Trichome.

Grob (17; pag. 19 ff.) unterscheidet bei den Trichomen vier Hauptformen; Stachel-, Borsten-, Weich- und Winkelhaare; sodann

wird in neuerer Zeit von Brockmann-Jerosch (6; pag. 593 ff) eine neue, unbekannte Art von Trichomen beschrieben, die zur Wasseraufnahme dienen soll. Im voraus ist zu erwähnen, daß im untersuchten Material keine Winkelhaare, ebenso keine Polsterhaare, eine Abart der Borstenhaare, gefunden wurden. Es mag das vielleicht damit im Zusammenhang stehen, daß diese beiden Trichomarten nur bei tropischen und subtropischen Formen getroffen wurden, die in meiner Untersuchung wenig berücksichtigt wurden.

Die Stachelhaare sind einzellig, kurz kegelförmig bis lang zylinderisch. Sie waren zu treffen bei *Calamagrostis calamagrostis*, *C. neglecta*, *Diplachne serotina*, *Melica nutans*, *Panicum undulatifolium* (Fig. 56). Die Borstenhaare haben einen mehr oder weniger erweiterten Haarfuß. Die chemische Beschaffenheit der Membran wurde mit Phloroglucin-Salzsäure geprüft und dabei immer eine deutliche Rotfärbung erhalten. Der Fuß ist meist getüpfelt. Im freien Teil des Haares wurden keine Tüpfel gefunden. Solche Haare fanden sich bei *Phalaris arundinacea*, *Panicum undulatifolium*, *Milium effusum*, *Arena pubescens*, *Bromus inermis*, *Trisetum flavesces*, *Brachypodium mucronatum*. Ihr Auftreten ist nicht immer ein regelmäßiges; sondern sie sind meist spärlich verteilt. (Ausnahmen: *Trisetum flavesces*, *Arena pubescens*.)

Als Weichhaare werden Trichome definiert, die schlängeligen Verlauf und Einschnürung über dem erweiterten Fuß zeigen. Ihr Vorkommen konnte nur bei *Festuca rubra fallax* nachgewiesen werden.

Allgemein ist zu sagen, daß die Haare nach der Topographie zu schließen, die Kurzzellen ersetzen. So besteht die Epidermis von *Trisetum flavesces* neben den Langzellen fast nur aus Haaren und ganz wenigen Kurzzellen.

Die von Brockmann-Jerosch (6; pag. 592) angeführten, wasseraufnehmenden Haare sollen auch im Rhizom vorkommen; indes fehlen nähere Angaben. Ihre starkverdickten Wandungen bestehen nach des Autors Angaben aus Hemicellulosen; ihr Fuß hat verästelte Poren. Alle von mir untersuchten Haare zeigten Rötung mit Phloroglucin und Salzsäure oder waren stark verkieselt. Fig. 55 gibt eine solche verholzte Kurzzelle von *Bromus inermis*, die zweifellos ein nicht ganz entwickeltes Haar darstellt. Man ist auch leichterdings geneigt, an diese Brockmannschen Haare zu denken. Porenbildung kommt aber nach meinen Beobachtungen bei den meisten konstatierten Haaren vor.

Die relative Seltenheit des Vorkommens von Trichomen (12 von 83 Arten) spricht allgemein gegen eine allzu große physiologische Rolle; sie scheinen mehr als rudimentäre Gebilde aufgefaßt werden zu müssen.

### Die Hypodermis.

Als Hypodermis bezeichnet man alle subepidermalen Gebilde, die der Epidermis in ihrem Bau gleichen oder sie doch in ihrer Funktion unterstützen, die aber in der Rinde und nicht im Dermatogen ihren Entstehungsort haben. Ihre chemische Beschaffenheit

ist eine variable. Neben deutlich verholzten Zellen kommen auch verkorkte vor. Allgemein haben die Hypodermiszellen eine bedeutende Länge; sie sind ziemlich schmal und getüpfelt. Die Längenunterschiede kommen besonders stark zur Geltung bei den Stärkegräsern, wie *Andropogon Halepensis*, *Cynodon dactylon*, *Bambusa nigra* etc., wo die Rindenzellen oft  $\pm$  isodiametrisch sind. Man trifft alle Übergänge von den langen Hypodermiszellen bis zum beinahe quadratischen Rindenparenchym in langsamer Folge. Weniger auffällig ist der Unterschied bei Zuckergräsern, doch kann man auch hier eine deutliche Streckung beobachten. Wird die Hypodermis als Wassergewebe aufgefaßt, so ist diese Erscheinung leichterrdings erklärlich. Die Mächtigkeit variiert von ein bis drei Schichten. Bei folgenden Arten wurde eine Hypodermis angetroffen:

*Oryza clandestina*, *O. hexandra*, *Lygeum spartum*, *Luziola peruciana*, *Phalaris arundinacea*, *Andropogon Halepensis*, *A. gryllus*, *Paspalum Michauxianum*, *Pennisetum villosus*, *Gymnothrix latifolium*, *Cynodon dactylon*, *Alopecurus bulbosus*, *Cinna mexicana*, *Sporobolus arenarius*, *Agrostis alba*, *Calamagrostis neglecta*, *C. arenaria*, *C. varia*, *Avena praeensis*, *Trisetum distichophyllum*, *Sesleria coerulea*, *Arundo phragmites*, *Briza media*, *Diplachne serotina*, *Melica uniflora*, *Aeluropus litoralis*, *Poa Cenisia*, *P. caesia*, *P. hybrida*, *P. pratensis*, *P. compressa*, *Glyceria fluitans*, *P. aquatica*, *Festuca myurus*, *Bromus inermis*, *B. erectus*, *Brachypodium pinnatum*, *B. ramosum*, *B. mucronatum*, *Triticum repens majus*, *T. repens glaucum*, *T. litorale*, *T. Goiranicum*, *T. junceum*, *T. repens*  $\times$  *junceum*, *T. acutum*, *T. cristatum*, *Hordeum europaeum*, *Phyllostachys nigra*.

Interzellularen zwischen Epidermis und Hypodermis wurden selten gefunden; der Zusammenschluß ist meist ein inniger. (Ausnahmen hiervon sind *Poa compressa*, *P. pratensis*, *B. nemoralis*, *Bromus inermis*, *Calamagrostis neglecta*.) Die Zellformen sind entweder bei beiden Organen die nämlichen (im Querschnitt), oder die Hypodermis kann sich formal mehr der Rinde nähern, indem sie einfach durch eine starke Wandverdickung charakterisiert ist. Das tritt meist bei abgeplatteten Epidermen auf; eine gewisse Ausnahme machen hier die *Triticum*-Arten, bei denen auch die Hypodermis abgeplattet erscheint.

### c. Das mechanische System.

Im Voraus ist zu bemerken, daß es nicht allein die mechanische Beanspruchung sein kann, die einem Rhizom seinen Charakter aufzudrücken vermag. So ist z. B. bei den meisten untersuchten *Poa*-Arten keine zentripetale Anordnung der mechanischen Elemente zu konstatieren. Die subepidermalen Rippen des Stengels werden zwar meist eingezogen, wenigstens zum Teil; aber dennoch sollte man größere Veränderungen erwarten dürfen. Vergleicht man z. B. *Poa pratensis*, *caesia*, *Cenisia*, *minor*, *hybrida*, *compressa* und *nemoralis* miteinander, so sind die Differenzen im anatomischen Bau eigentlich doch recht gering, wenn man die großen Differenzen



in ihrer Lebensweise in Betracht zieht (Wiesen-, Wald- und Schuttgräser). In der Rindenentwicklung sind Unterschiede vorhanden. So besitzt *Poa Cenisia* sieben-, *P. minor* fünf-, *P. hybrida* fünf-, *P. caesia* sechs-, *P. compressa* vier-, *P. pratensis* drei- bis vier-, *P. nemoralis* zweischichtiges Rindenparenchym. Aber die Hauptunterschiede, die die später aufzustellenden Typen bedingen, sind anderer Natur. In erster Linie sind es ernährungsphysiologische Momente, wie ich nachher zeigen werde, indem die Hauptcharaktere durch den Unterschied Stärke- und Zuckergras bedingt werden. In zweiter Linie sind es Anpassungsmerkmale. Systematische Momente scheinen, so weit das wenig zahlreiche Material dies zu beurteilen erlaubt, weniger in Betracht zu kommen.

Wenn wir trotzdem auf eine Besprechung des mechanischen Systems eintreten müssen, so ist es die Tatsache, daß bei einem Vergleich von Stengel, Rhizom und Wurzel doch immer solche konstante Unterschiede vorkommen, die es rechtfertigen, die verschiedenen mechanischen Kräfte und ihre Einwirkungsart zu verfolgen. Bei den Differenzen im Rhizombau selbst, bei der Anordnung der Gefäßbündel, bei der Verteilung der mechanisch wirksamen Elemente u. s. f. tritt erst die Schwierigkeit auf, hier alles mechanisch erklären zu können. Hier versuchen die Untersuchungsergebnisse vorliegender Arbeit anzusetzen, indem sie zeigen wollen, wie durch alle Triben hindurch der Unterschied Zucker- und Störkegras seinen Stempel aufdrückt und physiologisch nahestehendes auch anatomisch einander näher bringt.

Von den mechanisch wirksamen Zellformen, dem Kollenchym mit seinen verschiedenen Ausbildungen, dem Sklerenchym und den Stereiden, kommen nur die letzteren hier in Frage. Überhaupt scheint nach den Untersuchungen von Rothert (36, pag. 107) allgemein die Tendenz vorhanden zu sein, daß im Stengel vorkommendes Kollenchym im Rhizom verschwindet oder doch stark reduziert wird. Bei einigen wenigen Arten kommen isolierte, verdickte Zellen in der Rinde, seltener im Mark vor. Ihre Bedeutung geht nicht ohne weiteres aus ihrer Anordnung hervor; es betrifft dies *Melica uniflora*. Daß die Mestombündel als Ganzes auch mechanisch wirksam sind, und dabei bisweilen durch Mestomscheiden verstärkt werden, brauche ich wohl kaum besonders hervorzuheben. Wenn solche Mestome auch meistens nach Schwendener (43) nur lokale Wirksamkeit besitzen, so ist der ganze Mestomkomplex, wie er im Querschnitt auftritt, sicherlich auch von mechanischer Bedeutung.

Die im und am Rhizom wirkenden Kräfte sind in erster Linie der Zug; derselbe wird hervorgerufen von den wachsenden, oberirdischen Pflanzenteilen, von der Bewegung des Bodens durch rutschende Bodenteile (durch Gefrieren und Auftauen,<sup>1)</sup> Geröll etc.).

<sup>1)</sup> Hier wäre leichterdings der Einwand möglich, daß eine Anpassung, die eigentlich bei den gewöhnlichen Talgräsern nur während der Vegetationsruhe sich bilden könnte, eine etwas gewagte Hypothese sei. Es ist aber daran

In zweiter Linie spielt der radial wirkende Druck der Bodendecke eine wichtige Rolle, so daß Einrichtungen zur Erhaltung der Querschnittform vorhanden sein müssen.

**Zugfeste Einrichtungen.** Die Zugfestigkeit hängt nur von der Größe des Querschnitts der widerstandsfähigen Elemente ab. Ihre Anordnung ist theoretisch gleichgültig, sofern der Zug gleichmäßig auf alle widerstandsfähigen Elemente wirkt.

Die Wurzeln sind alle uniform gebaut; sie dienen zugleich zur Festigung und zur Wasseraufnahme. Der radiale Druck, den sie auszuhalten haben, wird durch die Epidermis, eventuell durch ein Periderm aufgehalten; anders beim Rhizom. Hier kommt die Uniformität der anatomischen Struktur nicht in dem Maße zur Geltung. Alle Rhizome sind nicht direkt mit einander vergleichbar, weil ihre beiden Funktionen, Speicherung und vegetative Vermehrung etc., gerade hier von Bedeutung sind. Währenddem einzelne, wie z. B. *Trisetum distichophyllum*, *Poa Cenisia*, *Festuca pulchella*, als zugfeste Organe anzusprechen sind, gibt es wieder andere, die mehr nur zur Stoffspeicherung, eventuell auch der Artverbreitung dienen. Die nötige Zugfestigkeit bei diesen Gräsern wird oft durch starke Bewurzelung reguliert, so daß eine Verstärkung durch eine besondere zugfeste Struktur eigentlich illusorisch wird. Gewisse Ausnahmen finden sich auch hier vor, z. B. *Oryza clandestina*, *O. hexandra*, *Glyceria*-Arten, *Andropogon Halepensis*. Bei den ersteren ist eine zentrale Anordnung wegen der großen Lufthöhle unmöglich; diese ist aber, weil alles ausgesprochene Hygrophyten, wegen der Durchlüftung unerlässlich. Die nötige Festigkeit leisten hier die Mestombündel in genügender Weise. Das Gleiche ist auch bei *Andropogon Halepensis* und *Alopecurus bulbosus* der Fall. Ob der Reservezellulose, die bei *Andropogon* als lamellenartige Verdickung der Zellwände vorkommt, eine mechanische Wirkung zuzuschreiben ist, ist fraglich. Ebenso passen die Arten mit subepidermalen Rippen nicht hierher. Bei der Gattung *Poa* kommt es, wie bereits erwähnt, nur vereinzelt zu ihrer Ausbildung. Dafür treffen wir solche bei *Holcus mollis*, *Panicum undulatifolium* und *Triticum junceum*. Diese 3 Arten zeigen große Übereinstimmung mit oberirdischen Stammorganen, indem oft das Rindenparenchym nur einschichtig vorhanden ist. *Panicum undulatifolium* besitzt meist oberirdische Rhizome; *Holcus mollis* zeigt sich in seinem Rhizomverlauf im Boden, in seiner Behaarung u. s. w. einfach als gerade Verlängerung der oberirdischen Achse in die Erde hinein, und so scheint auch die geringe Differenzierung gegenüber dem Halm erklärlich.

zu erinnern, daß nach Volkart (55, pag. 14) die Großzahl unserer einheimischen Gräser keine ausgesprochene Winterruhe besitzt; sondern, wenn nicht strenge Kälte herrscht, fortwächst und ihre Erneuerungsknospen entwickeln kann usf. Das soll vor allem für einige wintergrüne Gräser wie *Stipa calamagrostis*, *Poa compressa* und in mehr oder weniger ausgeprägtem Maße für sämtliche Wiesengräser und andere Mesophyten, aber auch Hygrophyten, wie *Glyceria*-Arten, *Catabrosa* zutreffen.

Festigkeit gegen radialen Druck. Als erster Punkt ist die allgemeine Tendenz der unterirdischen Organe zu erwähnen, ihre oberirdische Form aufzugeben und sich abzurunden. Bei Gräsern ist wegen der meist runden Form des Stengels dies allgemein gar nicht mehr nötig; doch gibt es auch hier Ausnahmen, wie *Glyceria aquatica*, *Calamagrostis epigios*, *Cynodon dactylon* etc. Absolut rund sind die Rhizome überhaupt nicht, wie mannigfache Querschnitte zeigten. Oft stehen einzelne Epidermiszellen etwas nach außen vor; dann finden sich Haare u. s. f.

Die ringförmige Anordnung der mechanischen Zellen ist hier das Zweckmäßigste. So sieht man die erwähnte Abrundung, dann die oft bedeutend verdickte Epidermis, die verholzt oder verkorkt sein kann; darunter folgt eine oft mehrschichtige Epidermis zu weiterem mechanischen Schutze. Meist ist die Tendenz vorhanden, daß einer Rinde mit großen Lufthöhlen eine stärkere Epidermis und Hypodermis entsprechen; doch ist dies wiederum nicht allgemein gültig, wie die meisten *Calamagrostis*-Arten und *Trisetum flavescent* zeigen. Als schönstes Beispiel dieser Tendenz ist *Trisetum distichophyllum* anzugeben. Bei ausgewachsenen Internodien von Exemplaren natürlicher Standorte (bewegliches Schuttgerölle, Bündnerschiefer) ist das Rindenparenchym ganz verschwunden oder doch stark reduziert; an seine Stelle tritt eine mehrschichtige Hypodermis, die ganz endodermisähnlichen Charakter annimmt. Die gleiche Art, aus dem Versuchsfeld Fürstenalp der Samenkontrollstation Zürich bezogen, wo die Pflanze auf frischem Lagerboden, der zwar heute mit Bündnerschieferschutt melioriert ist, wächst, zeigt eine parenchymatische Entwicklung der Rinde, wie andere *Trisetum*-Arten.

Zur Übersicht, wie bei den verschiedenen Rhizomen der untersuchten Gräser sich die mechanischen Gewebe zu gewissen Strukturtypen anordnen, lasse ich eine Zusammenstellung der zu unterscheidenden Typen folgen.

Die verschiedenen Anordnungen im Bau der Rhizome.

I. Anordnung ohne Bastring; keine Gesamtscheiden; nur  $\pm$  Mestomscheiden.

1. Alle Gefäßbündel sind im ganzen Querschnitt mit Ausnahme einer kleinen Rindenzone zerstreut.
  - a. Gefäßbündel haben  $\pm$  keine Bastbeläge, dafür treten einzelne Mestomscheiden auf: *Andropogon Halopensis* (Fig. 61), *Alopecurus bulbosus* (Fig. 62). Typus I.
  - b. Gefäßbündel haben, besonders die peripherisch gelegenen, starke Bastbeläge: *Phyllostachys nigra* (Fig. 64), *Gymnothrix latifolium* (Fig. 65). Typus II.
2. Alle Gefäßbündel sind in 1—3 Kreisen angeordnet; dabei aber deutlich Rindenzone; aber keine Gesamtendodermis; *Oryza hexandra* (Fig. 69), *Glyceria aquatica* (Fig. 66), *Oryza clandestina* (Fig. 63), *Glyceria fluitans* (Fig. 67), *Glyceria plicata*. Typus III.

## II. Anordnung mit Bastring; Gesamtscheide vorhanden.

### A. Nur äußerer Bastring; nur eine Endodermis.

1. Wenige Gefäßbündel im scharf abgegrenzten Bastring eingeschlossen; diese aber meist viel kleiner, oft stark reduziert; die Großzahl liegt isoliert im Mark. Verhältnis von Rinde zu Zentralzylinder ist klein.

- a. Gefäßbündel auf beiden Seiten an den Bastring anlehnend, oder dann frei im Mark: *Panicum repeus* (Fig. 70). Typus IV.

- b. Gefäßbündel innerhalb des Bastringes, in diesen eingeschlossen, dann reduziert oder auch anlehnend; die Großzahl frei von Mark.

- a. Rinde schwach entwickelt.

- aa. Luftgang im Zentrum vorhanden: *Sporobolus arcuarius*, *Cynodon dactylon* (Fig. 71). Typus V.

- bb. Keine zentrale Lufthöhle: *Pennisetum longistylum*, *Diplachne scrobinia*. Typus VI.

- β. Kräftige Rindenentwicklung: *Luziola peruviana* (Fig. 72), *Aeluropus litoralis*. Typus VII.

2. Bastring wenig scharf abgesetzt; alle oder Mehrzahl der Gefäßbündel in ihm eingeschlossen; eine Reduktion derselben variiert von Art zu Art. Eine kleine Anzahl von Gefäßbündeln im Mark frei; dann aber oft mit starken Bastbelägen; nur eine Gesamtscheide und zwar zwischen Rinde und Zentralzylinder; deutliche Rindenzone vorhanden, die gelegentlich durch subepidermale Rippen durchbrochen wird.

- a. Alle Gefäßbündel in diesen Ring eingeschlossen.

- a'. Rinde uniform ohne Lufthöhlen.

- a. Kein Luftgang im Mark; 1—2 Reihen von Gefäßbündeln.

- aa. Schwache Rindenentwicklung: *Poa compressa* (Fig. 73), *P. nemoralis*, *P. pratensis*, *Aeris flexuosa*, *Agrostis alba*, *Brachypodium pinnatum*, *Bromus erectus*. Typus VIII.

- bb. Starke Rindenentwicklung: *Avena pubescens* (Fig. 74), *Festuca rubra gemina*, *Brixia media*. Typus IX.

- β. Luftgang im Mark vorhanden: *Agrostis canina*, *Calamagrostis arundinacea*, *C. varia*, *C. tenella*, *Poa minor*, *P. caesia*, *Melica nutans* (Fig. 75), *M. ciliata*, *Festuca myurus*, *Triticum repeus majus*, *Tr. repens glaucum*, *T. Goiranicum*, *Brachypodium ramosum*, *B. mucronatum*. Typus X



- b'. Rinde mit Lufthöhlen: *Calamagrostis pseudophragmites*, *C. epigeios*, *C. calamagrostis* (Fig. 76), *C. varia*. Typus XI.
- b. Neben dem Ring noch isolierte Gefäßbündel im Mark.
  - a'. Mark ohne Lufthöhle.
    - a. Ohne subepidermale Rippen: *Poa hybrida*, *Festuca rubra fallax*, *Bromus inermis* (Fig. 77), *Milium effusum*, *Hordeum europaeum*. Typus XII.
    - β. Mit subepidermalen Rippen: *Holcus mollis* (Fig. 78), *Panicum undulatifolium*. Typus XIII.
  - b'. Mark mit Lufthöhle.
    - a. Ohne subepidermale Rippen: *Paspalum plicatum*, *Phleum alpinum*, *P. nodosum*, *Cinna mexicana* (Fig. 79), *Calamagrostis neglecta*, *Triticum intermedium*, *T. cristatum*, *T. litorale*, *T. repens* × *juncum*, *T. dasycanthum*, *Poa Cenisia*. Typus XIV.
    - β. Mit subepidermalen Rippen: *Triticum juncum* (Fig. 80). Typus XV.
- B. Ein Bastring mit äußerer und innerer Schutzscheide.
  - 1. Regelmäßige Gefäßbündelausbildung: *Avena pratensis* (Fig. 83 und 86), *Trisetum distichophyllum*. Typus XVI.
  - 2. Stark reduzierte Gefäßbündel: *Alopecurus alpinus* (Fig. 82 und 85). Typus XVII.
- C. Zwei Bastringe vorhanden: *Ariundo phragmites* (Fig. 81). Typus XVIII.

#### d. Das Leitungssystem.

Die Gefäßbündel der Monokotylen, speziell auch der Gramineen, wurden schon öfters einschlägigen Untersuchungen unterzogen. Von neueren Arbeiten erwähne ich nur Strasburger (53, pag. 328—431). Über den Bündelbau im Rhizom liegt eine Arbeit von Laux (24) vor. Wir haben es im allgemeinen mit geschlossenen, collateralen Bündeln zu tun, die bei den Gräsern so typisch gebaut sind, daß sie seit Russow (38) als Gramineentypus bezeichnet werden. Das Vorkommen von konzentrischen Bündeln, das Laux (24, pag. 14) allgemein für Rhizome postuliert, ist verschwindend klein bei den Gräsern. Solche konzentrische Bündel kommen, wie Rothert (37, pag. 47) nachwies, an den Übergangsstellen von Rhizom und Stengel vor; verschwinden dann aber und machen den kollateralen Platz, die Rothert (37, pag. 27) als Teile von konzentrischen Bündeln definiert. Die Bündel des Stengels zeigen von denen des Rhizoms nur kleine Unterschiede, wie einige Stichproben lehrten.

Das Xylem. Ganz allgemein für unseren Typus sind die beiden großen, seitlichen Gefäße; sie sind getüpfelt oder haben netzförmige Verdickungen. Im Querschnitt betrachtet sind sie

meist rund, können aber auch elliptisch sein. Dazwischen eingesenkt gegen das Zentrum hin liegen 1—3 Ring- und Spiralgefäße. Die im Stengelbündel allgemein verbreitete Lücke (Ausnahmen bei Volkart (55, p. 33) angegeben) fehlt im Rhizom mit folgenden Ausnahmen: *Oryza hexandra*, *Luxiola peruviana*, *Panicum repens*, *Gymnothrix latifolium*, *Phleum alpinum*, *Calamagrostis neglecta*, *C. arundinacea*, *Poa minor*, *Catabrosa aquatica*, *Triticum intermedium*, *T. dasyanthum*, *Phyllostachys nigra*.

Zwischen den großen Gefäßen und den beiden Ring- und Spiralgefäßen lagern sich etwa stark verdickte Tracheiden ein, die sich durch ihr lebhaftes Tinktionsvermögen von ihrer Umgebung abheben: *Oryza hexandra*, *O. clandestina*, *Panicum repens*, *Gymnothrix latifolium*, *Alopecurus bulbosus*, *Phleum nodosum*, *P. alpinum*, *Agrostis alba*, *A. canina*, *Calamagrostis arundinacea*, *C. villosa*, *Holcus mollis*, *Trisetum flavescens*, *T. spicatum*, *Melica nutans*, *M. uniflora*, *Poa compressa*, *P. minor*, *P. nemoralis*, *P. Censis*, *P. pratensis*, *Brixia media*, *Glyceria fluitans*, *G. plicata*, *Bromus inermis*, *Brachypodium ramosum*, *Triticum repens majus*, *T. Goiranicum*, *T. junceum*, *T. repens litorale*, *Hordeum europaeum*.

Die Beschaffenheit der alle Gefäße umschließenden und vereinigenden Holzparenchymzellen ist verschieden. Die an das Mark und an das Phloem stoßenden Elemente sind verdickt und bilden so eine mechanische Scheide. Das Phloem ist von den beiden Gefäßen immer durch eine ein- bis zweifache Zelllage von Holzparenchym getrennt. Die um die Ringgefäße sich befindenden Zellen sind verschieden. In vielen Rhizomen sind im Querschnitte keine Differenzen punkto Wanddicke zu unterscheiden, alle Zellen des Gefäßteils sind ungefähr gleichstark verdickt. In wieder anderen Fällen sind diese Teile ganz schwachwandig ausgebildet. Sie geben nur schwache Ligninreaktion, können aber auch reine Zellulosereaktion aufweisen, und zwar ist es mehr als die Hälfte meines Materials, die solch dünnwandiges Holzparenchym besitzt. Besonders stark ausgeprägte Bastbeläge zeigen sich selten. Solche traf ich bei: *Alopecurus bulbosus*, *Sporobolus arenarius*, *Gymnothrix latifolium*, *Pennisetum villosum*, *Triticum junceum*, *Phyllostachys nigra*.

Das Phloem. Es ist in der Mehrzahl der Fälle ganz regelmäßig gebaut und besteht aus regelmäßigen, polyedrischen Siebröhren, an deren Ecken Siebparenchym sich befindet, so daß allgemein ein gleichförmiges, gitterähnliches Bild entsteht. Inter-cellularen sind dabei keine vorhanden = Typus I.

Hierher gehören: *Oryza clandestina*, *Lygnum spartum*, *Hierochloa odorata*, *Andropogon Halepensis*, *A. gryllus*, *Paspalum plicatum*, *S. Michauxianum*, *Panicum repens* (Fig. 87), *P. undulatifolium*, *Pennisetum villosum*, *Cynodon dactylon*, *Milium effusum*, *Stipa calamagrostis*, *Phleum pratense nodosum*, *S. pratense alpinum*, *Cinna mexicana*, *Sporobolus arenarius*, *Agrostis canina*, *A. alba*, *Calamagrostis calamagrostis*, *C. neglecta*, *C. arundinacea*, *C. pseudophragmites*, *C. arenaria*, *Holcus mollis*, *Avena elatior*, *A. pubescens*, *A. pratensis*, *Trisetum flavescens*, *T. spicatum*, *T. distichophyllum*, *Sesleria coerulesca*, *Arundo phragmites* (z. T.), *Diplachne serotina*.

*Melica uniflora*, *M. nutans*, *M. ciliata*, *Aeluropus litoralis*, *Poa Cenisia*, *P. caesia*, *P. hybrida*, *P. minor*, *P. pratensis*, *P. nemoralis*, *Catabrosa aquatica*, *Glyceria fluitans*, *G. plicata*, *Festuca rubra fallax*, *F. pulchella*, *Bromus erectus*, *Brachypodium ramosum*, *B. pinnatum*, *T. repens glaucum*, *T. repens litorale*, *T. intermedium*, *T. Goiranicum*, *T. junceum*, *T. cristatum*, *T. dasycanthum*, *Hordeum europaeum*.

Im Typus II vereinigen wir die Gefäßbündel, bei denen im Phloem Interzellularen vorkommen; trotz der gleichen Anordnung der Siebröhren und des Siebparenchyms verliert das Bild bedeutend an Regelmäßigkeit; eine solche Anordnung ist zu treffen bei: *Alopecurus bulbosus*, *Agrostis vulgaris*, *Calamagrostis epigeios*, *C. varia*, *C. villosa*, *Glyceria aquatica* (Fig. 89), *Bromus inermis*, *Brachypodium mucronatum*, *Triticum repens majus*.

Beim Typus III zeigen Siebparenchym und Siebröhren fast gar keine Größenunterschiede im Querschnitt, so daß man vermuten könnte, daß nur Siebröhren vorhanden seien. Als Vertreter sind zu erwähnen: *Phalaris arundinacea*, *Panicum virgatum*, *Alopecurus alpinus*, *Poa compressa* (Fig. 88), *Festuca myurus*.

Der Typus IV ist durch die großen Lumina seiner Siebröhren charakterisiert, die oft in extremen Fällen die Weite der Tüpfelgefäße erreichen können. Das Siebparenchym ist dabei ganz unregelmäßig dazwischen zerstreut. Interzellularen können fehlen oder auch vorkommen. Die wenigen Beispiele sind folgende: *Oryza hexandra*, *Luziola peruviana*, *Arundo phragmites* z. T. (Fig. 97), *Phyllostachys nigra* (Fig. 90).

Neben diesen mehr oder weniger regelmäßigen kollateralen Bündeln kommen in einzelnen Fällen noch konzentrische vor nebst den entsprechenden Übergängen. Als solche sind zu erwähnen die V-förmige Anordnung der Gefäße, das Auftreten eines einzigen Gefäßes, das dem Phloem rindenseits opponiert ist u. s. f. (Fig. 91). Konzentrische Bündel in verschiedener typischer Ausbildung finden sich bei *Milium effusum*, *Phleum alpinum*, *Melica ciliata*. Außerdem zeigen viele sonst kollaterale Bündel im Knoten die Tendenz, konzentrisch zu werden.

Bei der Verkleinerung der Bündel, die meist gegen die Peripherie, d. h. gegen die Endodermis hin auftritt, ist ein verschiedenes Verhalten zu beobachten.

Eine erste Abteilung benimmt sich hier ganz normal, d. h. es tritt einfach eine Verkleinerung des Bündels ein. Dabei verschwinden die Ring- und Spiralgefäße und der Großteil des Siebparenchyms. Die Tüpfelgefäße und das Phloem werden kleiner. Das Phloem nähert sich in den meisten Fällen dem dort aufgestellten Typus III. So verhalten sich: *Luziola peruviana*, *Paspalum Michauxianum*, *Panicum repens*, *Gymnothrix latifolium*, *Panicum undulatifolium*, *Cynodon dactylon*, *Phleum nodosum*, *Sporobolus arenarius*, *Calamagrostis neglecta*, *C. villosa*, *Holcus mollis*, *Arundo phragmites*, *Melica nutans*, *Poa compressa*, *P. nemoralis*, *Catabrosa aquatica*, *Glyceria fluitans*, *G. plicata*, *Festuca rubra fallax*, *Bromus erectus*, *Brachypodium ramosum*, *Triticum repens*.



*majus*, *T. repens litorale*, *T. junceum*, *T. repens*  $\times$  *junceum*, *Hordeum europaeum*.

Bei einer zweiten Klasse können bei eintretender Reduktion einige Bündel sich wie bei der vorhergehenden Abteilung verhalten, bei den anderen ist aber die Reduktion weiter vorgeschritten und zwar zeigt sie sich im Verlust eines Tüpfelgefäßes. Das noch vorhandene kann dabei seine seitliche Stellung beibehalten oder mit dem Phloem auf einem Radius angeordnet sein; oder es können nur isolierte Tüpfelgefäße oder isolierte Phloemstränge übrigbleiben. Solche Bündel zeigten folgende Gräser: *Oryza clandestina*, *Andropogon Halepensis*, *Paspalum plicatum*, *Pennisetum villosus*, *Cima mexicana*, *Agrostis alba*, *A. canina*, *Calamagrostis calamagrostis*, *C. arenaria*, *C. villosa*, *Avena elatior*, *A. pratensis*, *Trisetum flavescens*, *P. distichophyllum*, *T. spicatum*, *Aeriflexuosa*, *Melica uniflora*, *M. ciliata*, *Aeluropus litoralis*, *Poa minor*, *P. Cenisia*, *P. pratensis*, *P. caesia*, *Biza media*, *Glyceria aquatica*, *Festuca rubra*, *F. myurus*, *F. pulchella*, *Bromus inermis*, *Brachypodium pinnatum*, *B. mucronatum*, *B. ramosum*, *Triticum repens glaucum*, *T. intermedium*, *T. Goiranicum*, *T. cristatum*.

In einer letzten Gruppe wären noch alle übrigen Arten zu vereinigen. Hier haben wir überhaupt keine Gefäßbündel, die den Gramineentypus repräsentieren können. Abzutrennen sind noch die folgenden *Calamagrostis*-Arten: *C. epigeios*, *C. pseudophragmites*, *C. tenella*, *C. varia*. Sie besitzen alle zweierlei Bündel. Die innen gelegenen bestehen aus stark entwickelten Siebteilen; die großen Tüpfelgefäße fehlen hier gänzlich; Holzparenchym und Ringgefäß kommen meist vor (Fig. 91). Die Großzahl der Bündel aber besteht aus starkem Leptomteil mit seitlich gestelltem Tüpfelgefäß (Fig. 91); selten sind auch isolierte Leptomstränge und isolierte Tüpfelgefäße zu finden. Alle anderen hier vereinigten Gräser zeigen noch weniger Übereinstimmung; es können nur isolierte Tüpfelgefäße und isolierte Phloeme übrigbleiben; sodann ändert sich die Anordnung vom Phloem und Xylem von Art zu Art. Als Beispiel dieses Verhaltens dienen: *Andropogon gryllus*, *Phalaris arundinacea*, *Hierochloe odorata*, *Panicum virgatum*, *Milium effusum*, *Stipa calamagrostis*, *Phleum pratense alpinum*, *Alopecurus alpinus*, *Avena pubescens*, *Diplachne serotina*, *Sesleria coerulea*, *Poa hybrida*, *Triticum dasyanthum*.

### Die Endodermis.

Über den Bau der Endodermis sind wir durch die Untersuchungen von Kroemer (23, p. 83 ff.) und Schwendener (44) gut unterrichtet. Als gemeinsame Charaktere sind ihr mit Schwendener (44, p. 6, 38 ff.) die mechanische Widerstandsfähigkeit, Kontinuität in der Querschnittsform und relative Permeabilität eigen. Sie will den Durchtritt der in den Bündeln sich bewegendem Stoffe hindern, sodann aber auch die Bündel in ihrer Gesamtheit mechanisch unterstützen. Um diesen Zweck zu erreichen, werden Korkstoffe eingelagert. Der Nachweis wurde erbracht mittels Färbung

mit Chlorzinkjod, Sndanglyzerin, Safranin und durch Behandlung mit konzentrierter Schwefelsäure nach bekannten Angaben.

Ihre mechanische Funktion wird oft unterstützt durch einen Sklerenchymring, der, wie schon bei der Besprechung des mechanischen Systems erwähnt, eine mehr oder weniger große Anzahl von Bündeln vereinigen kann, nach außen und innen scharf begrenzt ist, oder der nach innen allmählich ins Mark übergeht. Durch die Verkorkung wird nach Schwendener (44, p. 43) nicht nur die Permeabilität, sondern auch die Dehnbarkeit vermindert und zugleich die absolute Festigkeit erhöht.

Zuerst ist zu unterscheiden zwischen Einzel- und Gesamtscheiden. Erstere umgeben nur ein (selten 2—3) Bündel, letztere umschließen die Gesamtheit der vorhandenen Bündel mit Ausnahme etwa vorhandener Blattspuren. Einzelscheiden finden sich bei: *Oryza berandra*, *O. clandestina*, *Andropogon Halepensis*, *Glyceria aquatica*, *G. fluitans*, *G. plicata*, *Phyllostachys nigra*.

Als Übergangsglied ist hier noch *Gymnothrix latifolium* zu besprechen. Bei dieser Art ist, wie schon erwähnt, kein kontinuierlicher Bastring, sondern nur einige Anfänge von Bastringbildung zwischen vereinzeltten Bündeln vorhanden, währenddem wieder andere völlig isoliert dastehen.

Alle übrigen Arten besitzen mehr oder weniger deutlich ausgeprägte Gesamtscheiden.

Was die Form der Scheidenzellen anbelangt, so sind sie zunächst meist getüpfelt. Im Längsschnitt betrachtet, zeigen sie Übergänge von der parenchymatischen Form bis zu den bastförmigen Zellen mit schiefgestellten Poren. Es sind sodann hier zwei Klassen zu unterscheiden, die O- und die U-Scheiden (Fig. 92, 92). Die Differenzierung der dünnwandigen Scheiden, wie es von Schwendener (44, p. 27) gemacht wird, habe ich nicht angenommen, weil zwischen dieser Klasse und den O-Scheiden keine scharfe Abgrenzung möglich ist.

Die O-Scheiden sind die seltener auftretenden. Bei ihnen sind die Scheidewände, im Querschnitt betrachtet, gleichmäßig verdickt (Fig. 92). Solche Endodermiszellen trifft man bei folgenden Arten: *Luziola peruviana*, *Gymnothrix latifolium*, *Panicum virgatum*, *Cynodon dactylon*, *Alopecurus bulbosus*, *Sporobolus arvensis*, *Arena pubescens*, *Arnica phragmites*, *Poa Cenisia*, *Poa caesia*, *P. hybrida*, *P. nemoralis*, *Festuca myurus*, *Bromus erectus*, *Phyllostachys nigra*.

Alle übrigen untersuchten Arten besitzen U-Scheiden (Fig. 93). Bei diesen sind die nach innen gelegene Tangentialwand und ev. noch die Radialwände besonders in ihren unteren Teilen stärker verdickt als die nach außen gelegene Tangentialwand.

Über die Verbindung der Scheide mit den benachbarten Zellen unterscheidet Schwendener (44, p. 25 ff.) in seinen Untersuchungen eine größere Anzahl von Typen. In den untersuchten Rhizomen ergaben sich zwei Typen: Bei der ersten Klasse haben wir eine Verdickung der Scheidenzellen und der innenseitig angrenzenden Zellschichten. Eine solche Struktur zeigen: *Lygnum spartum*,

*Luziola peruriana*, *Hierochloa odorata*, *Andropogon gryllus*, *Paspalum plicatum*, *Panicum virgatum*, *Cynodon dactylon*, *Stipa calamagrostis*, *Alopecurus alpinus*, *A. bulbosus*, *Cinna mexicana*, *Sporobolus arenarius*, *Agrostis alba*, *Calamagrostis neglecta*, *C. arenaria*, *C. villosa*, *C. pseudophragmites*, *Avena elatior*, *A. pubescens*, *Trisetum flarescens*, *T. spicatum* (*T. distichophyllum*), *Apera flexuosa*, *Sesleria coerulea*, *Arundo phragmites*, *Diplachne serotina*, *Melica nutans*, *M. ciliata*, *Aeluropus litoralis*, *Poa minor*, *P. pratensis*, *Festuca myuros*, *F. rubra*, *F. pulchella* (Fig. 94), *Bromus inermis*, *B. erectus*, *Brachypodium pinnatum*, *B. ramosum*, *Triticum repens majus*, *T. repens glaucum*, *T. repens litorale*, *T. intermedium*, *T. Goiranicum*, *T. junceum*, *T. repens*  $\times$  *junceum*, *T. dasycanthum*, *Hordeum europaeum*, *Phyllostachys nigra*.

Als Typus II trennen wir die Formen ab, bei denen die Scheidenzellen, die benachbarten Rindenzellen (1–2 Schichten) und die innenseitig angrenzenden Zellen eine Verdickung aufweisen. Diese Ausbildung zeigen folgende Arten: *Phalaris arundinacea*, *Pennisetum villosum*, *Cynodon dactylon*, *Milium effusum*, *Agrostis canina*, *Calamagrostis calamagrostis*, *C. epigeios* (Fig. 95), *C. arundinacea*, *C. raria*, *Avena alpina*, *Trisetum distichophyllum*, *Poa Cenisia*, *P. hybrida*, *P. compressa*, *Brixia media*, *Festuca rubra*, *Brachypodium mucronatum*.

Als besondere Fälle sind hier noch *Holcus mollis*, *Catabrosa aquatica*, *Phleum nodosum*, *Panicum repens*, *P. undulatifolium*, *Gymnothrix latifolium* zu erwähnen. Eine typische Endodermis mittelst Farbenreaktionen nachzuweisen, war mir unmöglich. Eine zwanzigstündige Behandlung von feinen Schnitten mit konzentrierter Schwefelsäure zeigte totalen Schwund der ganzen Gewebe, mit Ausnahme der Kurzzellen in der Epidermis und von feinen Membranen, die offenkundig die Mittellamellen der mechanischen Gewebe gebildet hatten. Die Farbe war die gleiche wie die der Korkzellen. Es scheint mir bei diesen wenigen Vertretern, die sich in ihrer Struktur stark an die Halmstruktur anlehnen, keine besondere Endodermis ausgebildet zu sein; dafür zeigen alle mechanischen Zellen im peripherischen Ring eine Korkunterlage; die Funktion der Scheide wurde demnach einfach von anderen Zellen übernommen.

Kroemer (23, p. 103–116) hat bei der Gramineenwurzel mehrere Endodermistypen aufgestellt, je nach dem Vorhandensein der verschiedenen Altersstadien. Ich mußte auf eine solche Untersuchung, weil mir von mehreren nicht einheimischen Arten das Material fehlte, verzichten. Zudem scheint ein näheres Eintreten im Rhizom wegen der größeren Gleichförmigkeit viel weniger zu versprechen.

Der Verkehr der Stoffe zwischen Zentralzylinder und Rinde kommt durch verschiedene Einrichtungen zustande. Haberlandt (19, p. 300) will ja den Kohlenhydrattransport nicht im Siebteil, sondern in der Rinde vor sich gehen lassen; es müssen also auch, um dies zu ermöglichen, viele Übertrittsstellen vorhanden sein, da doch die Hauptspeicherung vom Zentralzylinder besorgt wird. Meist ist die Struktur der Bündel in den Knoten eine ganz andere. Sie



ist oft ganz verwischt; die großen Gefäße verschwinden und an ihre Stelle treten eine große Zahl von stark getüpfelten, radial verlaufenden, tracheidenähnlichen Elementen. Sie sind in erster Linie die Austrittsstellen des Leitungssystems in die Rinde. Die Endodermis kann dabei ganz fehlen oder doch vielfach durchbrochen sein. Als weiterer Punkt kommen die sogenannten Durchlaßstellen in Betracht. An den Stellen, wo die Tüpfelgefäße und der Siebteil nur durch 1—2 Holzparenchymlagen getrennt sind, soll nach Schwendener (44, pag. 23) und Strasburger (53, p. 333) eine Kommunikation nach außen stattfinden. Die Zellen der Scheiden zeigen eine andere chemische Beschaffenheit, als ihre mehr nach außen gelagerten Nachbarn. Bei völlig ausgewachsenen Rhizombündeln gelang mir ein solcher Nachweis in der Beschaffenheit der Membran nicht, wohl aber in jüngeren Teilen. Ganz auffällig und unter diesem Gesichtspunkt zu betrachten ist die an dieser Stelle stattfindende Einschnürung der Bündel von *Phyllostachys*-Arten, die schon Schwendener (43, p. 65) erwähnt. Eigentliche Durchlaßzellen, wie sie in der Wurzel vorhanden sind, wurden bis jetzt im Rhizom noch keine angetroffen. Dafür kommen in seltenen Fällen Unterbrechungen der Endodermis in den Internodien vor. Die Endodermis hört stellenweise auf und setzt sich ein Stück weiter radial nach innen fort. In der entstandenen Lücke stehen oft 1—2 Gefäßbündel vor, die die Lücke ausfüllen, die aber zwischen sich und den freiliegenden Endodermisenden 1—2 Zellschichten freilassen, die nicht verkorkt sind, also zum Stoffverkehr dienen mögen. Dafür spricht auch die deutliche Streckung aller parenchymatischen Zellen in dieser Richtung. Die Orientierung der Bündel ist dabei aber variabel. Bei *Phalaris arundinacea* z. B. fanden sich an solchen Stellen Bündel, deren Gefäßteil nach der Lücke, deren Siebteil aber nach dem Zentrum hingewendet war. Vor der Lücke in der Rinde kann auch ein Blattspurbündel vorkommen; eine gewisse mechanische Bedeutung scheint mir in der Orientierung der Bündel zu liegen. Solche Unterbrechungen, die schon Schwendener (43) erwähnt, finden sich bei folgenden Gräsern: *Paspalum Michauxianum*, *Phalaris arundinacea*, *Stipa calamagrostis*, *Phleum nodosum*, *Poa Cenisia*, *Melica nutans*.

Die Entstehung der einzelnen Elemente wurde nur bei einigen Arten verfolgt (*Triticum repens majus*, *Cynodon dactylon*). Dabei ergab sich, daß die ersten, deutlich differenzierten Elemente des Leitbündelsystems das Phloem sind und meist gleichzeitig, oft auch etwas später auftretend, 1—2 Ringgefäße. Die großen Tüpfelgefäße entstehen erst später, wenn das Gefäßbündel schon deutlich erkennbar ist. Die kleineren, mehr der Peripherie des Zentralzylinders zugelegenen Gefäßbündel sind hier oft meist ganz reduziert. Bei ihnen fehlen auch im ausgewachsenen Zustand etwa die Ringgefäße. Wir treffen also solche nie, dafür ein ziemlich stark entwickeltes Phloem und meist nur ein großes Tüpfelgefäß. Die spätere doppelte Anlage geht, wie viele Bilder zeigten, durch Teilung desselben hervor. Die Endodermis entwickelt sich erst viel später. Ihre definitive Ausbildung erreicht sie meist erst im deutlich sichtbaren fünften Internodium und später.



### e. Das Speicherungssystem.

Da die Stoffspeicherung die Hauptfunktion der Rhizome ist, so ist dieses Gewebesystem von ganz besonderem Interesse. Die assimilierten Stoffe finden nur in den allerwenigsten Fällen sofortige Verwendung, sondern werden meist in die Reservespeicher geleitet, um dort für eine Zeit deponiert zu werden. Die beiden Voraussetzungen, die Haberlandt (19, p. 356) für besondere Speichergewebe aufstellt, eine große Quantität von Reservestoffen und Bewahrung dieser Vorräte vor jeglichen Einflüssen, sind beide für das Rhizom erfüllt. Bei den untersuchten Gräsern kommen nur die plastischen Stoffe in Betracht, da von besonderer Wasserspeicherung kaum die Rede sein dürfte; wenigstens ist in der Literatur auch nirgends eine diesbezügliche Angabe zu finden; ebenso nicht in meinem Untersuchungsmaterial. — In erster Linie wird es sich darum handeln, die gespeicherten Stoffe kennen zu lernen.

#### Die Speicherung der plastischen Stoffe.

Wir müssen erwähnen, daß die Stoffspeicherung nicht an bestimmte Organe gebunden ist, sondern daß das Speichergewebe neben andern in bestimmten Organen nur eine starke Überlegenheit durch seine Ausbildung zeigt. Das Speichergewebe ist nur das charakteristische Gewebesystem der Reservestoffbehälter.

Die stickstoffhaltigen Reservestoffe. Über das Vorkommen von stickstoffhaltigen Reservestoffen finden sich in den Zusammenstellungen von Volkart (55, p. 154) und Wehmer (55) keine Angaben über Gräser. Stieger (52, p. 14 ff.) traf bei *Arundo phragmites* im Rhizom und Wurzel 1‰ Asparagin; denselben Reservestoff gibt er auch für oberirdische Organe von einigen anderen Gräsern an. Es steht fest, daß feste Proteinkörper (Aleuron) in keiner der untersuchten Arten vorkommen. Es würden also nur die im Zellsaft gelösten Eiweißkörper und Amide in Betracht kommen.

Allgemein gibt Czapek (7, p. 58) an, daß in den Endospermen und unterirdischen Reservestoffbehältern ähnliche Verhältnisse sich vorfinden.

Diese Angaben sind aber nur für ausgewachsene Rhizome geltend. Anders in den noch jungen Internodien. Hier tritt bei Chlorzinkjod- und Jodkaliumzusatz allgemein eine schöne Gelbfärbung ein. Diese Erscheinung ist an und für sich nichts besonderes, da hier ja noch mannigfache Zellteilungen vor sich gehen, die unbedingt größere Mengen von stickstoffhaltigen Stoffen bedürfen. Daß also auch allgemein nur hier an den Sproßscheiteln die Ablagerung der Eiweißstoffe erfolgt und nicht in den ausgewachsenen Internodien, scheint nicht ganz unwahrscheinlich.

Die verwendeten Reaktionen waren die Xanthoproteinreaktion, das Millonsche Reagens und Jodjodkalium, aber nur in den allerwenigsten Fällen erhielt ich einwandsfreie Eiweißreaktionen. (Die Reagentien waren alle vorher an Rizinus-Samen mit positivem Re-

sultate geprüft.) Falls eine Färbung überhaupt eintrat, so waren es die Reste des Protoplasten, die reagierten. Reagierende Niederschläge waren nicht nachzuweisen. Mikrochemisch läßt sich hier also mit den gebräuchlichsten Reagentien keine Eiweißspeicherung konstatieren.

Die stickstofffreien Reservestoffe (Kohlenhydrate). Eine Zusammenstellung über Literatur bis 1908 gibt A. Volkart (55, p. 154ff.); da er die gesamte frühere Literatur neben vielen eigenen Beobachtungen berücksichtigte, so folge ich diesem Autor.

Von den Fetten und Zuckerarten war es möglich, beide nachzuweisen. Schon Czapek (7, p. 137) gibt an, daß Fette in kleinen Mengen in unterirdischen Speicherorganen nie fehlen dürften. Seine Literaturangaben beziehen sich aber neben vielen andern nur auf die Cyperaceen als nächstverwandte Familie. Ein Nachweis mit der beliebten Alkannatinktur und der Osmiumsäure-Reaktion gelang nie einwandfrei, indem besonders die Plasmapartien um die Kerne herum und diese selbst den Farbstoff rapid steigerten. Nach einer längeren Vorbehandlung der feinen Schnitte mit Äthyläther trat aber gleichwohl eine Färbung ein. Bessere Resultate gab Sudanglyzerin nach vorheriger Behandlung mit Eau de Javelle. Am besten erwies sich die von Tunmann (54, p. 163) vorgeschlagene Mikrosublimation auf der Asbestplatte. Nach Entfernung des Hautgewebes (verkorkte Zellen) wurden möglichst feine Schnitte durch die Rinde ausgeführt und diese der Mikrosublimation unterworfen. Das Sublimat wurde mit 10% Ammoniak behandelt, dem wenig Safranin zugesetzt war. Die Myelinbildung war meist sogleich typisch zu erkennen, sodann traten mit der Zeit schöne Fettsäurekristalle auf. Kleine Spuren von Fett gelang es so bei 30 daraufhin untersuchten Arten nachzuweisen. Es schien, daß bei hemizellulosehaltigen Zucker- und Stärkegräsern mehr Fett vorhanden ist, als bei Gräsern ohne Hemizellulose, was wieder mit Czapek (7, p. 326) übereinstimmen würde, der angibt, daß in hemizellulosehaltigen Samen immer kleine Fettmengen vorkommen.

Bei den Zuckergräsern fällt zunächst die relative Seltenheit der Stärke auf. Auf die vorkommenden Stärkeformen habe ich nicht besonders geachtet; doch finden sich z. B. bei *Arundo phragmites* und bei *Panicum virgatum* schöne zusammengesetzte Stärkekörner. Neben der sich mit jodhaltigen Reagentien blau färbenden Stärke kommt eine sich weinrot färbende Abart vor, das Amylodextrin. Dasselbe wurde dargestellt nach Literaturangaben von Naegeli (29) durch Lösung in 60° warmem Wasser und nachherigem Verdunsten des Wassers im Paraffinofen. Die so erhaltenen Körner zeigten durchweg die weinrote Färbung nach Behandlung mit Jodlösung. Eine besondere Lokalisierung des Amylodextrins auf bestimmte Zellgruppen war nicht ersichtlich. Besonders schöne Rotfärbung trat bei *Cynodon dactylon* ein, gesammelt im November. Ein Anstreifen des Grases bei seiner späteren Blütezeit (August-September) konnte noch nicht stattgefunden haben.

Stärke wurde in folgenden Arten festgestellt: *Arundo donax*, *Cynodon dactylon* (29), *Arundo phragmites*, *Glyceria aquatica*, *Bra-*

*chypodium pinnatum* (22), *Oryza clandestina* (36, p. 621); sodann bei *Stipa calamagrostis*, *Panicum virgatum*, *P. repens*, *Pennisetum villosum*, *Gymnothrix latifolia*, *Phyllostachys nigra*, *Brachypodium ramosum*, *B. mucronatum*, *Andropogon Halepensis*, *Glyxeria plicata*, *G. fluitans*, *Sporobolus nrenarius*, *Aeluropus litoralis*, *Diplachne serotina*, *Paspalum plicatum*, *Luziola peruviana*.

Als weiterer fester Reservestoff kommt die Reservezellulose oder kurz die Hemizellulose E. Schulzes in Betracht (42, p. 18). Als solche bezeichnet man alle jene Kohlenhydrate, die als feste Ablagerungen an Zellmembranen vorkommen. Nach E. Schulze (42, p. 18) ist die leichte Hydrolisierbarkeit eine der Hauptcharaktere. Die entstehenden Zucker sind Galaktose, Mannose und Xylose. Eine Blaufärbung mit Jodlösungen tritt häufig ein; das ist aber nicht anschlagegebend. Es werden verschiedene Arten unterschieden und zwar Galaktan, Mannan, Araban, Amyloid. Viele Hemizellulosen widerstehen nicht heißem Glyzerin, was oft in unliebsamer Weise bei der Entfernung von Luft aus Gelatinepräparaten durch Erwärmung zutage tritt. Sie sind leicht löslich in verdünnten Säuren (5–10%), unlöslich in Schweizer Reagens. Bei meinen Untersuchungen brachte ich die Schnitte, nachdem ich mit Phloroglucin-Salzsäure oder mit Chlorzinkjod eine Vorprobe gemacht hatte, in 5% Salzsäure. Die Membrandicke wurde zuerst durch Messen kontrolliert. Nach Einwirkung von 1–2 Stunden traten deutliche Korrosionsfiguren an den Wänden auf, indem die Innenwand unregelmäßige Konturen aufwies.

Die vorkommenden Ablagerungsformen sind variabel. Entweder sind es lamellenartige Auflagerungen auf der Zellmembran, so daß sie einfach im Querschnitt als verdickte Zellmembranen erscheinen (Fig. 102–103), oder die Auflagerungen sind ganz unregelmäßig von zahlreichen Tüpfeln unterbrochen (Fig. 100–101).

In der Literatur findet sich nur eine Angabe von Hemizellulosen im Rhizom von *Melica uniflora* (36, p. 621). Von Interesse ist nun, daß alle stärkehaltigen Rhizome auch Hemizellulosen besitzen; zwei Ausnahmen fand ich in *Phyllostachys nigra* und *Panicum virgatum*. Hier sind Grundgewebe und Rinde völlig verholzt, und eine Nachkontrolle, ob in diesen verholzten Membranen auch lösliche Hemizellulosen vorkommen, gelang mir nicht. Bei *Phyllostachys nigra* wird nun von Okamura (zit. in 52, p. 46) 6,2% Xylan angegeben, das auch zu den Hemizellulosen gehört, aber nicht als Reservestoff auftritt; da *Panicum virgatum* auch ähnliche Reaktionen ergab, so kann hier voraussichtlich auch auf eine ähnliche Gerüstsubstanz geschlossen werden. — Bei einer größeren Anzahl von Arten konnte ich nur Herbarmaterial verwenden, das aus dem Sommer stammt, und da sind die Hemizellulosen oft fast ganz verschwunden. Die gleiche Bemerkung gilt übrigens auch für die folgende Gruppe.

Im Gegensatz dazu stehen die unregelmäßigen Auflagerungen (Fig. 100–101). Die hier beobachteten Fälle werden später in der allgemeinen Übersicht, um Wiederholungen zu vermeiden, aufgeführt werden.



Das Hauptkontingent der Reservestoffe liefern aber die wasserlöslichen, inulinartigen Kohlenhydrate, die im Zellsaft gelöst vorkommen. Die Untersuchung und Auffindung derselben verdanken wir C. F. Johannsen und A. G. Ekstrand (11, p. 3310 u. 594) und H. Müller (28, p. 500). Nachträglich wurden noch ähnliche Kohlenhydrate bei Liliaceen gefunden, z. B. das Sinistrin, das Irisin, und von einigen Autoren mit dem Graszucker als identisch erklärt. Die nachfolgende Zusammenstellung gibt die Hauptdaten an, wie sie in der Literatur zu finden sind:

Name	Formel	sp. Gewicht bei 100° getrock.	Drehung	Spaltprod.	Schmelz- punkt	$\alpha$ [D]	Reduk. v. Fehling	Löslichkeit	Vorkommen
Grammin	$C_{48}H_{80}O_{40}$	1.5222	links	Lävul.	209°	— 38.89	—	unlöslich in Alkohol; s. leicht in $H_2O$	<i>Phleum</i> , <i>Arena</i> , <i>Holcus</i> , <i>Dactylis</i> , <i>Festuca</i> , <i>Poa</i> , <i>Agrostis</i> , <i>Phalaris</i> , <i>Alopecurus</i> , <i>Calamagrostis</i> .
Phlein	$C_{60}H_{160}O_{75}$	1.470	links	Lävul.	215°	— 48.15	—	unlöslich in Alkohol; schwerl. $H_2O$	<i>Phalaris</i> , <i>Phleum</i> , <i>Hierochloe</i> , <i>Calamagrostis</i> , <i>Holcus</i> , <i>Poa</i> , <i>Dactylis</i> .
Triticin	$(C_{90}H_{50}O_{25})^1$		links	Lävul.		— 50	—	unlöslich in Alkohol; sofort in $H_2O$ u. Glycerin.	<i>Agropyrum repens</i> , <i>Secale</i> , <i>Triticum</i> , <i>Elymus</i> .
	$C_{36}H_{62}O_{31}$		links	Lävul.		— 52			

Die genaue Unterscheidung der drei Arten ist schwer. Neben der Ausfällbarkeit mit Alkohol benützte ich noch die anderen mikrochemischen Inulinreaktionen, wie Thymol-Schwefelsäure,  $\alpha$ -Naphtol-Schwefelsäure, Orcin-Schwefelsäure; gewisse Färbungsnüancen scheinen hier bei den einzelnen Gräsern zwar vorzukommen, aber ein richtiges Resultat wäre ja nur dann möglich, wenn die drei Zuckerarten rein zur Verfügung stehen würden, und die beiden ersteren scheinen ja immer nach den Literaturangaben gemischt vorzukommen. Diese Erscheinung ist schon an und für sich sehr merkwürdig, besonders da die Unterscheidungsmerkmale doch sehr geringe sind, so daß ein Zweifel an der Richtigkeit eine gewisse Berechtigung zu haben scheint. Diese Ansicht vertreten auch Tunmann (54, p. 199) und Wehmer (56, p. 49 u. 60). Die Art der Ausfällung ist, wie Volkart (55, p. 18) angibt, eine verschiedene, je nachdem sie rasch oder langsam vor sich geht. Der Gehalt an solchem Graszucker ist oft ein sehr bedeutender. So kommen nach Literaturangaben im Rhizom folgende Mengen vor: *Phalaris arundinacea* 5% Phlein (11, p. 3310f.), *Trisetum* 5% Grammin;

<sup>1)</sup> Nach Ekstrand (l. c. 11).

<sup>2)</sup> Nach Müller (l. c. 28).



im Internodium von *Avena elatior tuberosa*  $7\frac{1}{2}\%$  Graminin (Harley, zit. in 7, p. 367).

Angaben über weitere Zuckerarten sind selten in der Literatur zu finden. Für *Triticum repens* gibt A. Meyer (26, p. 46) 0,6% Fruktose an; Völker (Lieb. Ann. Bd. LIX. p. 380; zit. in 7, p. 60) Mannit. Die Angabe von Mannit soll nach Wehmer (56, p. 60) zweifelhaft sein; er entsteht wohl erst sekundär in angesäuertem Saft. Ein Nachweis von Fruktose, die nach dem Flückingerschen Verfahren (15, p. 237) in der Kälte reduzierend wirken soll, ist mir nie gelungen. Reduktion trat immer erst nach gelindem Erwärmen ein, was auf Dextrose oder Glykose schließen läßt. Eine Verwechslung dieser reduzierenden Zucker mit Gras-zucker scheint mir ausgeschlossen, da sowohl Graminin als auch Phlein Fehlingsche Lösung auch in der Wärme nicht reduzieren. Eine Angabe von Sprecher (in Volkart 55, p. 181), daß Stärke und Gras-zucker bei *Erianthus Ravennae* vorkommen, konnte ich wegen Materialmangel nicht prüfen; daß transitorische Stärke in vereinzeltten Fällen im Sommer auftritt, wurde bereits erwähnt. Bei Wintermaterial gelang es mir nie, eine solche Modifikation zu eruieren. Meist zeigen aber die Zuckergräser, mit Ausnahme der äußersten, die Bohrspitze abgrenzenden Niederblätter, gar keine Stärke, wenigstens zeigten *Hierochloe* und *Triticum repens*, die während einer ganzen Vegetationsperiode beobachtet wurden, nie solche. Als weitere Stoffe wären noch einige wenige Glykoside zu erwähnen. Bei *Triticum repens* soll ein Vanillinglykosid und ein zweites Glykosid vorkommen. Cumarin findet sich bei *Hierochloe odorata* und *Milium effusum*; über ihre physiologische Rolle ist nichts bekannt. Ein letzter Körper, der Erwähnung verdient, ist ein roter Farbstoff, der bei *Phalaris arundinacea* zu treffen ist.

### Die Speichergewebe.

Allgemein läßt sich sagen, daß die stickstofffreien Kohlenhydrate überwiegen. Die einzelnen Kohlenhydrate können sich vertreten, oder es können auch einige nebeneinander vorkommen.

Von den von Haberlandt (19, p 376 ff.) aufgestellten Kombinationen fand ich im Gräserrhizom nur eine: Speicherung aller Reservestoffe in ein und demselben Gewebe. Ich bin mir wohl bewußt, daß, streng genommen, Rindenparenchym und Mark entwicklungsgeschichtlich Verschiedenes darstellen, glaube aber dennoch aus rein beschreibend anatomischen Rücksichten, beide zu einem Ganzen vereinigen zu dürfen. Die hier vorkommenden Modalitäten sind folgende:

#### I. Speicherung bloß im Lumen der Zellen.

1. N-haltige Reservestoffe = im Zellsaft gelöste Amide und Eiweißsubstanzen.

N-freie Reservestoffe = im Zellsaft gelöster Zucker.

## II. Speicherung erfolgt im Lumen und den Zellwänden.

2. Gelöste N-haltige Reservestoffe; Stärke + Hemizellulosen + Öl + reduzierender Zucker.

3. Gelöste N-haltige Reservestoffe; inulinartige Kohlenhydrate, Hemizellulosen, Öl, reduzierender Zucker.

Zu 1 gehören: *Paspalum plicatum*, *Alopecurus alpinus*, *Phleum nodosum*, *Cinna mexicana*, *Calamagrostis calamagrostis*, *C. neglecta*, *C. varia*, *C. pseudophragmites*, *C. arenaria*, *C. villosa*, *Melica nutans*, *Catabrosa aquatica*, *Brixa media*, *Festuca rubra*, *F. myurus*, *F. pulchella*, *Bromus erectus*, *B. inermis*, *Triticum repens majus*, *T. repens glaucum*, *T. litorale*, *T. intermedium*, *T. Goiranicum*, *T. junceum*, *T. junceum* × *repens*, *T. cristatum*, *T. dasycanthum*.

ad 2: *Oryza clandestina*, *O. hexandra*, *Luziola peruviana*, *Andropogon Halepensis*, *Paspalum Michauxianum*, *Panicum repens*, *P. virgatum*, *Pennisetum villosum*, *Gymnothrix latifolium*, *Cynodon dactylon*, *Stipa calamagrostis*, *Sporobolus arenarius*, *Sesleria coerulea*, *Arundo phragmites*, *Diplachne serotina*, *Aeluropus litoralis*, *Glyceria fluitans*, *G. plicata*, *G. aquatica*, *Brachypodium pinnatum*, *B. mucronatum*, *B. ramosum*, *Phyllostachys nigra*.

ad 3: *Lygeum spartum*, *Phalaris arundinacea*, *Hierochloa odorata*, *Panicum undulatifolium*, *Milium effusum*, *Alopecurus bulbosus*, *Phleum alpinum*, *Agrostis canina*, *A. alba*, *Calamagrostis tenella*, *C. arundinacea*, *C. epigeios*, *Holcus mollis*, *Avena pubescens*, *C. alpina*, *Trisetum flarescens*, *T. spicatum*, *T. distichophyllum*, *Apera flexuosa*, *Melica uniflora*, *M. ciliata*, *Poa minor*, *P. Cenisia*, *P. caesia*, *P. nemoralis*, *P. compressa*, *P. hybrida*, *P. pratensis*, *Hordeum europaeum*.

Aus dieser Zusammenstellung ergeben sich einige bemerkenswerte Tatsachen systematischer Natur. Die Stärkegräser haben in allen Triben Vertreter. Sie überwiegen bei den Panicoideen. Es wäre hier sehr leicht möglich, daß zufälliger Weise bei der Auswahl des zur Verfügung stehenden Materials eine Kummulation in dieser Unterfamilie stattgefunden habe. Von größerer Wichtigkeit scheint die Übereinstimmung von Hemizellulosen und systematischer Einheit. So sind in folgenden Triben und Subtriben die Hemizellulosen eine allgemeine Erscheinung: *Oryzaceae*, *Phalarideae*, *Poaceae*, *Andropogoniaceae*, *Stuppeae*, *Phleinae*, *Arenaceae*, *Poinae*. Verschieden verhalten sich in dieser Beziehung die *Agrostiinae*. Alle untersuchten *Agrostis*-Arten führen Hemizellulose, z. T. auch die Vertreter der Gattung *Calamagrostis*: ob hier bei Wintermaterial eine allgemeine Übereinstimmung zu erreichen wäre, ist nicht ausgeschlossen. Alle übrigen Triben haben wieder viel weniger Hemizellulose bei ihren Vertretern aufzuweisen.

Die Speicherung erfolgt sowohl in der Rinde als auch im Mark; in ersterer wenigstens solange, als eben eine Epidermis vorhanden, da mit ihrem Absterben auch die Rinde austrocknet und abgestoßen wird.

Eine kurze Charakteristik der speichernden Zellen ist auch von Interesse. Daß alle Stärkegräser Hemizellulosen besitzen

(wenigstens so weit ich solche untersuchte), wurde schon erwähnt Hand in Hand damit geht eine weitgehende Tüpfelung, die für die Stärkerhizome ganz charakteristisch ist. Allgemein ist auch eine mehr oder weniger isodiametrische Form aller Parenchymzellen. Gewisse Längenunterschiede kommen zwar von der Hypodermis bis hinein zur Endodermis schon vor, wie bereits angeführt; doch hat man allgemein den Eindruck, daß es sich um relativ kurze, oft fast quadratische Zellreihen handelt, die die Rinde bilden (Fig. 102). Ähnliche Verhältnisse trifft man auch im Mark. Anders sind die Zellen der zuckerspeichernden Rhizome gebaut. Hier haben wir es allgemein mit langgestreckten, schmalen Zellen zu tun, die durchwegs ungetüpfelt erscheinen, oder solche doch nur in verschwindender Anzahl aufweisen. Bei allen diesen Angaben handelt es sich nur um ausgewachsene Teile. In der Streckungszone bei den Knoten sind die Zellen meist bedeutend kleiner, ihre Dimensionen sind ganz andere. Die Zuckergräser mit Hemizellulosen verhalten sich wieder verschieden. Meist ist hier eine starke Tüpfelung vorhanden. Die Zellwände scheinen von Zeit zu Zeit mit großen runden Löchern durchzogen, die bei Chlorzinkjodfärbung ungefärbt bleiben. Die Löcher entsprechen immer dahinterliegenden Tüpfeln.

#### f. Das Durchlüftungssystem.

Nach den Versuchen von Stahl (49, p. 121) und Blackmann (4, zit. 19, p. 401) ist für die Blätter resp. die assimilierenden Organe erwiesen, daß der kutikulare Gaswechsel gegenüber dem stomatären stark zurücktritt. Für Rhizome und Wurzeln sind solche Versuche noch nicht ausgeführt worden, doch müssen hier die Verhältnisse jedenfalls anders liegen, indem bei beiden die Spaltöffnungen fehlen (Wurzeln und manche Rhizome) oder doch viel spärlicher auftreten (wenige Rhizome); zudem ist bei der Wurzel keine Kutikula vorhanden.

Um die nicht stomatäre Durchlüftung nachzuweisen, wurden spaltöffnungsfreie, knotenlose Rhizomstücke auf der einen Seite mit Paraffin verschlossen, mittelst Kautschukpfropf in den oberen Teil eines Chlorkalziumturms gesteckt und auf der anderen Seite die Luft mit der Luftpumpe verdünnt. Der in Wasser tauchende, freie obere Teil des Rhizoms entließ dabei einen ziemlich konstanten Strom von Luftblasen, die der Rinde zu entkommen schienen. Der Versuch wurde darauf umgekehrt. Das Wasser wurde aus dem Turm entfernt, das in die Luft ragende Stück in ein Glas Wasser getaucht und die Luft komprimiert; der Versuch gelang völlig, indem kleine Luftbläschen an dem eingetauchten Teile austraten. Die Versuche zeigen, daß bei spaltöffnungsfreien Rhizomen eine kutikulare Atmung stattfindet. Die beim Versuche angewendeten Saug- und Druckkräfte sind ja bekanntlich im Rhizome viel höhere; die osmotischen Drucke der Versuchspflanzen (*Triticum repens*) betragen 35–40 Atm. Von Interesse ist auch, daß bei wiederholten Versuchen keine Luftblasen durch die zentrale Markhöhle entwichen. Der Austritt der Luft muß durch die Poren der Außenwände der



Epidermiszellen stattgefunden haben, die bei vielen Gräsern verbreitet sind.

### Durchlüftungsräume und -gewebe.

Um eine richtige Durchlüftung zu ermöglichen, ist vor allem die Kontinuität der Lufträume erforderlich. Diese wird dadurch erreicht, daß alle zu durchlüftenden Zellen an Interzellularen stoßen. Sie bilden Hohlräume, die längs den abgerundeten Zellkanten verlaufen. Neben den Interzellularen treten noch andere Luftkanäle auf; zuerst sind die zentralen Markkanäle zu erwähnen. Ihnen immer eine Durchlüftungsrolle zuzuschreiben, ist nicht angängig. In der Großzahl der Fälle entsteht ein solcher aus mechanischen Gründen, indem bei mehr oder weniger peripherer Anordnung der mechanischen Elemente und der Leitstränge eine Ausfüllung in der Mitte überflüssig wird; besonders da ja auch immer die Rinde zu Speicherungszwecken herangezogen werden kann und das Verschwinden des Marks nur ein partielles ist. Anders verhält es sich bei den Wassergräsern, die meist eine zentrale Markhöhle besitzen, ohne ringförmige Anordnung der mechanischen Elemente aufzuweisen. Hier ist es die Durchlüftung, die eine zentrale Markhöhle bedingt. Neben ihr sind auch in der Rinde unregelmäßige Luftgänge vorhanden. Dieselben können zeitlebens beibehalten werden, wie es bei vielen Wasserpflanzen, aber auch bei vielen Xerophyten der Fall ist, z. B. *Cynodon dactylon*; oder dann sind sie nur ein Übergangsstadium, indem dann in älteren Teilen die Epidermis abgestoßen wird und die Endodermis ihre Funktion übernimmt. Diese Erscheinung findet sich besonders bei *Calamagrostis*- und *Poa*-Arten. Neben dieser Form der Lufthöhlenbildung in der Rinde findet man noch in vereinzelt Fällen eine Andeutung von Aerenchymbildung. Die einzelnen Zellen sind hier nicht einfach zerrissen, sondern sind völlig intakt, dazwischen treten aber verschieden große und regelmäßige Luftgänge auf. Diese Erscheinung haben wir bei *Glyzeria*- und *Oryza*-Arten (Fig. 68). Die Aerenchymzellen enthalten übrigens keine Luft, sondern feine Plasmaschläuche mit wässerigem Inhalt.

Interzellularen kommen in Mark und Rinde aller Arten vor mit Ausnahme von *Deschampsia (Aera) flexuosa*.

Größere Rindenlufthöhlen treffen wir bei: *Oryza hexandra*, *Luziola peruviana*, *Phalaris arundinacea*, *Panicum repens*, *P. virgatum*, *Pennisetum villosum*, *Cynodon dactylon*, *Milium effusum*, *Phleum alpinum*, *Agrostis canina*, *Calamagrostis epigios*, *C. varia*, *C. calamagrostis*, *Avena alpina*, *Trisetum flarescens*, *T. spicatum*, *Arundo phragmites*, *Aeluropus litoralis*, *Catabrosa aquatica*, *Glyzeria aquatica*, *G. plicata*, *G. fluitans*, *Trisetum repens* × *juncum*.

Eine zentrale Markhöhle ist folgenden Arten eigen: *Oryza clandestina*, *O. hexandra*, *Luziola peruviana*, *Hierochloa odorata*, *Paspalum plicatum*, *Panicum virgatum*, *P. repens*, *Gymnothrix latifolium*, *Cynodon dactylon*, *Phleum alpinum*, *Alopecurus bulbosus*, *Cinna mexicana*, *Agrostis alba*, *Calamagrostis tenella*, *C. calamagrostis*,



*C. neglecta*, *C. arundinacea*, *C. villosa*, *C. varia*, *Avena elatior*, *A. alpina*, *Trisetum flavescens*, *T. distichophyllum*, *Arundo phragmites*, *Melica nutans*, *Aeluropus litoralis*, *Poa minor*, *P. hybrida*, *P. coesia*, *P. Cenisia*, *Catabrosa aquatica*, *Glyzeria fluitans*, *G. aquatica*, *G. plicata*, *Festuca pulchella*, *F. myurus*, *Bromus inermis*, *Triticum junceum*, *T. repens*  $\times$  *junceum*, *T. Goiranicum*, *T. crinitum*, *T. dasycanthum*, *T. intermedium*, *Hordeum europaeum*, *Phyllostachys nigra*.

### Die Spaltöffnungen.

Über das Vorkommen von Spaltöffnungen an unterirdischen Organen liegen die vergleichenden Untersuchungen von Hohnfeld vor. Er zeigte, daß bei allen von ihm untersuchten Arten mit relativ wenigen Ausnahmen Spaltöffnungen entweder an den Niederblättern oder am Rhizom selbst zu finden sind, oder an beiden zusammen. In meinen Untersuchungen habe ich nur die Achsen auf das Vorkommen hin untersucht und habe von 83 Arten bei 27 mehr oder weniger häufig Spaltöffnungen angetroffen.

Über ihren Bau bei Gräsern besitzen wir verschiedene Arbeiten, so von Pfitzer (34, p. 535), Schwendener (45) und Grob (17, p. 83 ff.). Die Angabe von Hohnfeld (21, p. 16), daß beim Rhizom das Verhältnis der Breite zur Länge der Spaltöffnungen annähernd = 1 sei, habe ich in den wenigsten Fällen bestätigt gefunden, so bei *Stipa calamagrostis*, *Gymnothrix latifolium*, *Avena elatior*. Um mich über die Funktionsfähigkeit der unterirdischen Spaltöffnungen orientieren zu können, wurde die von Neger (30, p. 93) vorgeschlagene Jodprobe mit ätherischer Jodlösung vorgenommen. Die nach Bestreichen mit Jodlösung sofort wieder abgeriebene und gereinigte Rinde wies eine getrigerte Färbung auf, und Schnitte durch diese schwarzen Flecke zeigten, daß die Jodlösung durch die Spaltöffnung eingetreten war. Diese Methode ist sehr praktisch für Stärkegräser, für Zuckergräser habe ich die Sache auch probiert; eine mikroskopische Untersuchung der gleichbehandelten Rhizome brachte eine Gelbfärbung der plasmatischen Zellbestandteile um die Spaltöffnungen herum. Die Probe wurde bei allen einheimischen Stärkegräsern und bei einigen Zuckergräsern vorgenommen und dabei immer positive Resultate erhalten.

Der anatomische Bau der Spaltöffnungen wurde von Schwendener (45) eingehend beschrieben, Abweichungen von seinen Angaben wurden bei normalen Spaltöffnungen keine nachgewiesen. Ganz allgemein färbt sich bei Flächenschnitten die Spalte mit Sudan-glycerin deutlich rot, ist also verkorkt. Die Schließ- und Nebenzellen sind in vielen Fällen deutlich verkieselt. Die Kutikula, die sonst die ganze Epidermis überdeckt, ist über den Spaltöffnungen nicht vorhanden. Eine Umrahmung derselben mit kutikularisierten Papillen beobachtete ich nur bei *Phyllostachys nigra*; ebenso waren hier die begleitenden Langzellen viel stärker verkieselt, als ihre Umgebung. Bei einigen Kulturen von xerophytischen Pflanzen (*Panicum virgatum*, *Cynodon dactylon*) in feuchtem Boden trat eine deutliche Verkümmernug der Spaltöffnungen ein.

Bei folgenden Arten meines Untersuchungsmaterials wurden Spaltöffnungen konstatiert: *Andropogon Halepensis*, *Paspalum pl-  
catum*, *Panicum virgatum*, *P. repens*, *P. undulatifolium*, *Pennisetum  
villosum*, *Gymnothrix latifolium*, *Cynodon dactylon*, *Stipa calama-  
grostis*, *Phleum nodosum*, *Agrostis alba*, *Calamagrostis arundinacea*,  
*C. arenaria*, *Holcus mollis*, *Arenacutior*, *Trisetum flarescens*, *Arundo  
phragmites*, *Diplachne serotina*, *Poa nemoralis*, *Bromus inermis*,  
*Brachypodium pinnatum*, *B. mucronatum*, *B. ramosum*, *Triticum  
intermedium*, *T. junceum*, *Hordeum europaeum*, *Phyllostachys nigra*.

Die Mehrzahl der angeführten Arten weist ganz normale Spalt-  
öffnungen auf. Ausnahmen hiervon bilden: *Arundo phragmites*,  
*Bromus inermis* z. T., *Brachypodium mucronatum*. Von Interesse  
ist auch, daß die Spaltöffnungen nicht immer von Langzellen ein-  
gefaßt, sondern ausnahmsweise von Korkzellen begleitet sind; dies  
beobachtete ich bei *Trisetum flarescens*. Die Kombinationen sind  
hier die folgenden: Haare allein (Großzahl der Fälle), Korkzelle  
+ Haar, Kieselzellen allein, Spaltöffnung allein, Spaltöffnung +  
Korkzelle. Das von Grob (17, Taf. II, Fig. 26) beschriebene Vor-  
kommen von im Stadium der Mutterzelle stehen gebliebener Ge-  
bilde ist auch bei Rhizomen in seltenen Fällen zu sehen. Dabei  
ist der eine Teil, an Stelle der Nebenzelle, verkorkt; die Schließ-  
zellen bleiben ungefärbt bei Behandlung mit Sudanglyzerin, sind  
also verkieselt.

Die Entstehung des Durchlüftungsgewebes kann lysogen und  
schizogen sein. Schizogen sind alle Interzellularen sowie die grö-  
ßeren Rindenluftkammern und die zentralen Markhöhlen der meisten  
Arten. Lysogene Entstehung verfolgte ich bei der Bildung von  
Rinden- und Markhöhlen bei *Arundo phragmites*. Die späteren  
Hohlräume sind bei dieser Art vorgebildet, indem sie sich von ihrer  
Umgebung durch starken Hemizellulosegehalt auszeichnen; durch  
allmähliche Absorption, die auch vor den Wänden nicht halt macht,  
bilden sich so die Höhlen.

Eine besondere Ausbildung des Marks in den Knoten wurde  
bei *Arundo phragmites* angetroffen; wir haben hier ausgesprochene  
Aerenchymbildung, wie sie bei vielen *Juncus*-Arten zu finden ist  
(Sternzellenbildung).

#### 4. Physiologische Verhältnisse.

##### a. Standortsverhältnisse der untersuchten Arten.

Artname	Standort	N-freier Reservestoff
	a. Pflanzen feuchter Orte; Wasserpflanzen.	
<i>Oryza clandestina</i>	an Ufern stehender oder lang- sam fließ. Gewässer	Stärke + Hemicellul.
<i>Oryza beaurandra</i>	an Ufern stehender oder lang- sam fließ. Gewässer	do.

Artname	Standort	N-freier Reservestoff
<i>Luziola peruriana</i>	an Ufern stehender oder langsam fließ. Gewässer	do.
<i>Phalaris arundinacea</i>	in Gräben, nassen Wiesen	Zucker + Hemicellul.
<i>Panicum repens</i>	sandige, feuchte Orte	Stärke + Hemicellul.
<i>Arundo phragmites</i>	an Rändern stehender oder langsam fließ. Gewässer	do.
<i>Catabrosa aquatica</i>	an Quellen, Gräben	Zucker
<i>Glyceria fluitans</i>	an Quellen, Bächen	Stärke + Hemicellul.
<i>Glyceria plicata</i>	Gräben, Ufer, Sumpfwiesen	do.
<i>Glyceria aquatica</i>	an Ufern und Gräben	do.
b. Wälder.		
<i>Panicum undulatifolium</i>	feuchte, humose Orte in Wäldern	Zucker + Hemicellul.
<i>Milium effusum</i>	schattige Wälder und Gebüsche	do.
<i>Cinna mexicana</i>	feuchte Wälder	Zucker
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	feuchte Stellen in schattigen Wäldern	do. + Hemicellul.
<i>Calamagrostis epigeios</i>	trockene Wälder	Zucker + Hemicellul.
<i>Calamagrostis villosa</i>	Bergwälder	Zucker
<i>Holcus mollis</i>	feuchte, schattige Wälder	Zucker + Hemicellul.
<i>Apera flexuosa</i>	trockene Wälder und Gebüsche	do.
<i>Melica uniflora</i>	schattige, humose Misch- und Laubwälder	do.
<i>Melica nutans</i>	schattige und lichte Laubwälder	Zucker
<i>Poa nemoralis</i>	Wälder, Gebüsche	Zucker + Hemicellul.
<i>Poa hybrida</i>	feuchte Wälder	do.
<i>Triticum Goiranicum</i>	trockene Gebüsche im südöstl. Gebiet	Zucker
<i>Hordeum europaeum</i>	schattige Wälder	Zucker + Hemicellul.
c. Wiesen.		
<i>Hierochloa odorata</i>	trockene, mäßig feuchte Wiesen	Zucker
<i>Alopecurus bulbosus</i>	feuchte, salzreiche Wiesen	do.
<i>Alopecurus alpinus</i>	trockene Wiesen	Zucker
<i>Phleum alpinum</i>	Wiesen der Alpenregion	Zucker + Hemicellul.
<i>Agrostis canina</i>	Moorwiesen	do.
<i>Calamagrostis calamagrostis</i>	Wiesenmoore	Zucker
<i>Calamagrostis neglecta</i>	Heidenmoore	do.
<i>Avena elatior</i>	Wiesen, grasige Wegränder	Zucker + Hemicellul.
<i>Avena alpina</i>	sonnige Magermatten	do.
<i>Avena pubescens</i>	mäßig feuchte Wiesen	do.
<i>Trisetum flaccidum</i>	fruchtbare Wiesen	do.
<i>Poa pratensis</i>	trockene Wiesen	do.
<i>Briza media</i>	trockene Wiesen	Zucker
<i>Festuca rubra fallax</i>	Wiesen	do.
<i>Festuca rubra genuina</i>	Wiesen	do.
<i>Bromus inermis</i>	Hügel, trockene Wiesen	do.
d. Felsen, Geröll etc.		
<i>Calamagrostis tenella</i>	steinige Abhänge der subalpinen Region	Zucker + Hemicellul.
<i>Calamagrostis varia</i>	grasige Abhänge	Zucker
<i>Trisetum spicatum</i>	an Felsen der alpinen Region	Zucker + Hemicellul.
<i>Trisetum distichophyllum</i>	Geröll, Kies der Gebirgsbäche	do.
<i>Sesleria coerulea</i>	trockene Hügel und Felsen	Stärke + Hemicellul.

Artname	Standort	N-freier Reservestoff
<i>Melica ciliata</i>	sonnige Felsen	Zucker + Hemicellul.
<i>Poa minor</i>	Felsritzen, Schieferschutt	do.
<i>Poa caesia</i>	Felsen, trockene Abhänge	do.
<i>Poa Cenisia</i>	Gesteinschutt	do.
<i>Festuca palechello</i>	Felsen, trockene Abhänge, Bachalluvionen	Zucker
	e. Trockene Standorte, Steppen, Dünen, Savannen.	
<i>Lygeum spartum</i>	Steppen	Zucker + Hemicellul.
<i>Andropogon Halepensis</i>	sonnige, trockene Hügel	Stärke + Hemicellul.
<i>Andropogon gryllus</i>	trockene Hügel, Sandfelder	Zucker
<i>Paspalum Michauxianum</i>	Campos	Stärke + Hemicellul.
<i>Paspalum plicatum</i>	Campos	Zucker
<i>Panicum virgatum</i>	Savannen	Stärke + Hemicellul.
<i>Pennisetum villosum</i>	sandige, trockene Orte	do.
<i>Gymnothrix latifolium</i>	Campos	do.
<i>Cynodon dactylon</i>	sonnige Abhänge, Dünen	do.
<i>Stipa calamagrostis</i>	sonnige, steinige Abhänge, Flußkies	do.
<i>Phleum pratense nodosum</i>	trockene Orte in Kieferwäldern	Zucker
<i>Sporobolus arenarius</i>	am Strand, auf Dünen sand	Stärke + Hemicellul.
<i>Calamagrostis arenaria</i>	auf Dünen, Sandstrand	Zucker
<i>Diplachne serotina</i>	steinige, sonnige Hügel	Stärke + Hemicellul.
<i>Aeluropus litoralis</i>	sandige Stellen am Strande	do.
<i>Poa compressa</i>	sonnige, steinige Hügel, Wegränder	Zucker + Hemicellul.
<i>Festuca myurus</i>	sandige, steinige Hügel	Zucker
<i>Bromus erectus</i>	sandige, trockene Stellen	do.
<i>Brachypodium pinnatum</i>	trockene, sonnige Magermatten	Stärke + Hemicellul.
<i>Brachypodium ramosum</i>	trockene, felsige Orte	do.
<i>Brachypodium mucronatum</i>	trockene, felsige Orte	do.
<i>Triticum repens majus</i>	sandige Flußufer	Zucker
<i>Triticum repens glaucum</i>	steinige, sandige Flußufer	do.
<i>Triticum repens litorale</i>	auf Dünen	do.
<i>Triticum intermedium</i>	steinige Wegränder und Abhänge	do.
<i>Triticum junceum</i>	sandiger Meeresstrand	do.
<i>Triticum repens</i> × <i>junceum</i>	sandiger Meeresstrand	do.
<i>Triticum cristatum</i>	sonnige Plätze auf Sandboden	do.
<i>Triticum dasyanthum</i>	Steppen	do.

Die Standortsangaben entstammen meist den Floren von Ascherson und Gräbner (3) und Schinz und Keller (41).

### b. Das Hautgewebe.

Es existieren zwei neuere Arbeiten über die Epidermis der Gräser. Beide beschäftigen sich in mehr oder weniger ausgedehnter Weise mit den Beziehungen von Struktur zu Standort und Klima.

Güntz (18, p. 14 u. 22) erwähnt, daß die Verdickung der Epidermiszellen mit dem Standort in Zusammenhang stehe, daß Blätter mit Zwergzellen meist eine gewellte Epidermis besitzen und daß zwischen Klima, Standort und Zwergzellen einerseits und Klima,



Standort und Wellung anderseits keine Beziehung herrsche. Große Turgorschwankungen werden durch stark verdickte Zellen ausgeglichen, u. u. Grob (17, p. 16) fand, daß die Gräser der tropischen und subtropischen Zone mehr Kieselzellen, besonders auch viel charakteristische Formen (Kreuz-, Hantel-, Sattel- und Reiszellen) besitzen. Die Gräser der kälteren Zone haben meist ellipthische, rundliche und viereckige Kieselzellen. Ebenso führen nach Grob (19, p. 66) unsere Wald- und Wiesengräser regelmäßige Kieselzellen und zwar in variabler Menge. Als kieselzellularfrei werden *Hierochloe alpina*, *Festuca thalassiacae*, *Philippisia*, *Trisetum*, *Colpodium*, *Mibora*, *Chaeturus*, *Coleanthus* angeführt. Der Feuchtigkeit des Standorts wird kein besonderer Einfluß auf die relative Häufigkeit der Kieselkörper der Epidermis zugesprochen; beweisend für ihn sind die auf sumpfigem und trockenem Substrat lebenden Orzyzen, die alle reichlich Kieselsäure besitzen. Winkelhaare und Polsterhaare fehlen den Gräsern der nördlichen Gebiete fast völlig.

Die Güntzschens Resultate (18, p. 67) sind teilweise zutreffend, doch sind sie vielfach durch die eingehenden Untersuchungen Grobs (18) überholt. Seine Resultate, die uns hier besonders interessieren, sind sehr merkwürdig, scheinen aber nur so nebenbei gewonnen. Die Bedeutung seiner Arbeit liegt besonders auf anatomischem Gebiete. Vor allem vermißt man einen Erklärungsversuch für das Vorkommen von Kork- und Kieselzellen. Grob (17, p. 87) gibt an, daß im Blatte die Kieselzellen überwiegen; im Rhizom ist das Vorwiegen der Korkzellen eine allgemeine Tatsache. Die Kieselzellen im Rhizom sind auch viel weniger mannigfaltig gebaut. Wenn auch in meinem Material die meisten von Grob (17, p. 65) beschriebenen Zellformen zu finden waren, so treten sie sowohl qualitativ als auch quantitativ gegen die Korkzellen stark zurück. Oft sind vielerlei Korkzellen in den verschiedensten, zwar meist kleinen Variationen nebeneinander vorhanden.

Stahl (51, p. 72) will die Kieselsäureablagerungen im Blatte als Anpassungserscheinung gegen Tierfraß auffassen; für das Rhizom würde diese Hypothese schon im Voraus nicht zutreffen. In neuester Zeit unterzog Heikertinger (20) diese natürlichen Schutzmittel der Pflanzen gegen Tierfraß einer Kritik und kam dabei zu dem Schlusse, daß dieser Anpassung jedenfalls eine viel zu große Bedeutung bis jetzt zugesprochen wurde, indem sie meist ganz illusorisch wirkt.

Auch die Pfitzersche Hypothese (34, p. 556), daß alle Kurzzellen als stehen gebliebene Spaltöffnungsmutterzellen aufzufassen seien, kann, wenn auch richtig, nicht befriedigen; denn sofort drängt sich die Frage auf, warum haben wir hier Kieselzellen, dort aber Korkzellen?

Die Beobachtung, daß im Blatte mehr Kiesel- als Korkzellen vorhanden sind, daß aber im Rhizom das umgekehrte Verhältnis herrscht, könnte hier ev. zur Lösung beitragen. Durch Vergleich der Epidermis von Blatt, Stengel, Niederblatt und ev. auch der Wurzel sollte es möglich sein, diesbezügliche Übergänge zu eruieren. Ob die Wurzelepidermis, die ja entwicklungsgeschichtlich zur Rinde

gehört, als Endglied dieser Rinde aufzufassen ist, scheint mir nicht absolut zu verneinen. Einige Vergleichsschnitte zeigten, daß auch hier kurzzellähnliche Gebilde vorkommen, z. B. bei *Arundo phragmites*, neben den meist vorhandenen Wurzelhaaren, die nach der Pfitzerschen Hypothese (34, p. 556) auch hierher zu rechnen sind.

Es wurden die entsprechenden Epidermispräparate von *Arundo phragmites*, *Panicum virgatum*, *Phyllostachys nigra* miteinander verglichen und dabei ganz allgemein konstatiert, daß im Blatt die Kieselzellen die Korkzellen an Größe und Menge übertreffen und daß sich dieses Verhältnis bei den reinen Kurzzellreihen oft ausgleicht. Beim Halm sieht man eine Abnahme der Kieselzellen und der Kurzzellen überhaupt, die im Rhizom ein Maximum erreicht, um nur in der Wurzel übertroffen zu werden, bei der neben den Wurzelhaaren nur ganz vereinzelte kurzzellähnliche Gebilde zu treffen sind.

Güntz (18, p. 24) will die Wellung der Langzellen in den Blättern mit der Größe der Pflanze in Zusammenhang bringen, indem große Pflanzen, die weit über die Erdoberfläche herausragen, große Zugkräfte in den Blattzellen bedingen, denen die Pflanze durch Wellung ihrer Epidermiszellwände entgegenwirkt. Die von dem Autor ausgewählten 10 Pflanzen, mit denen er die Größe der Wellung erkennen will, sind sicherlich zu wenig, um eine solche Hypothese zu beweisen, die ja an und für sich ganz annehmbar scheint. Die Blattstruktur der untersuchten Gräser habe ich durch Stichproben geprüft, sie zeigten in Wellung, Kurzzellen etc. Übereinstimmung mit denen der Rhizome unter Berücksichtigung der allgemeinen, dem Organ eigentümlichen Epidermisunterschiede, so daß ich geneigt bin, hier zu generalisieren, wenigstens was die Form anbetrifft. Ein Vergleich von *Arundo phragmites* und *Phalaris arundinacea* drängt, der Sache weiter nachzuforschen. Beide Gräser können ansehnliche Größe erreichen und gehören jedenfalls zu den größten einheimischen Arten. *Arundo phragmites* besitzt nun starkgewellte Langzellen und viele Kurzzellen. *Phalaris arundinacea* fast gar keine Kurzzellen und nur die bei der Epidermis beschriebenen Knötchen, in der Regel in den Langzellen, von Wellung ist hier also keine Rede.

In der folgenden Übersicht habe ich meine Gräser gruppiert nach Wellung und Häufigkeit an Kurzzellen etc. unter jeweiliger Beifügung der in den Floren (3 und 41) gefundenen Größenverhältnisse des Grases in Zentimetern.

#### A. Langzellen stark gewellt, mit zahlreichen Kurzzellen

<i>Oryza clandestina</i> 50—100	<i>Panicum undulatifolium</i> $\pm$ 30
<i>Oryza hexandra</i>	<i>Pennisetum villosum</i> 30—60
<i>Lygeum spartum</i>	<i>Gymnothrix latifolium</i> 200—400
<i>Luxiola peruviana</i>	<i>Cynodon dactylon</i> 10—30
<i>Paspalum plicatum</i>	<i>Stipa calamagrostis</i> 30—90
<i>Paspalum Michauxianum</i>	<i>Alopecurus bulbosus</i> $\pm$ 50

<i>Sporobolus arenarius</i>	<i>Poa compressa</i> 20—45
<i>Holcus mollis</i> 30—70	<i>Poa pratensis</i> 30—90
<i>Avena filifolia</i> 30—80	<i>Bromus inermis</i> 30—140
<i>Avena alpina</i> 30—100	<i>Brachypodium ramosum</i>
<i>Trisetum flavescens</i> 30—80	<i>Brachypodium mucronatum</i>
<i>Trisetum distichophyllum</i> 10—20	<i>Triticum repens majus</i> 20—150
<i>Arundo phragmites</i> 100—400	<i>Triticum repens glaucum</i> 30—70
<i>Melica uniflora</i> 30—60	<i>Triticum crepense litorale</i>
<i>Melica ciliata</i> 40—70	<i>Triticum junceum</i> 30—60
<i>Aeluropus litoralis</i> ± 20	<i>Triticum repens</i> × <i>junceum</i> 30—60
<i>Poa minor</i> 5—30	<i>Phyllostachys nigra</i> 200—400
<i>Poa nemoralis</i> 20—80	<i>Hordeum europaeum</i> 60—120

B. Langzellen schwach oder gar nicht gewellt;  
Kurzzellen vorhanden.

<i>Andropogon Halepensis</i> 60—100	<i>Glyxeria aquatica</i> 90—200
<i>Andropogon gryllus</i> 50—100	<i>Glyxeria fluitans</i> 40—120
<i>Panicum virgatum</i> 50—70	<i>Glyxeria plicata</i> 40—60
<i>Panicum repens</i> 20—60	<i>Festuca rubra genuina</i> 20—100
<i>Milium effusum</i> 70—100	<i>Bromus inermis</i> 30—140
<i>Agrostis alba</i> 30—100	<i>Phleum nodosum</i> ± 40
<i>Calamagrostis arenaria</i> 60—90	<i>Avena pubescens</i> 30—120
<i>Calamagrostis neglecta</i> 30—100	<i>Avena elatior vulgaris</i> 30—180
<i>Poa Cenisia</i> 20—40	<i>Brachypodium pinnatum</i> 60—120
<i>Poa caesia</i> 20—40	<i>Triticum intermedium</i> 30—60
<i>Poa hybrida</i> 20—120	<i>Triticum cristatum</i>

C. Keine oder wenige Kurzzellen, Langzellen nicht gewellt; höchstens mit einzelnen Knötchen versehen.

<i>Phalaris arundinacea</i> 50—300	<i>Trisetum spicatum</i> 10—20
<i>Hierochloa odorata</i> 20—60	<i>Alopecurus alpinus</i> 10—30
<i>Cinna mexicana</i>	<i>Phleum pratensis alpinum</i> 20—50
<i>Agrostis canina</i> 20—40	<i>Aera flexuosa</i> 30—70
<i>Calamagrostis tenella</i> 50	<i>Diplachne serotina</i> 50—80
<i>Calamagrostis calamagrostis</i>	<i>Brixa media</i> 30—100
60—150	<i>Sesleria coerulea</i> 10—45
<i>Calamagrostis epigeios</i> 70—150	<i>Festuca rubra fallax</i> 20—100
<i>Calamagrostis raria</i> 120	<i>Festuca pulchella</i> 20—50
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	<i>Festuca myrurus</i> 20—50
100—150	<i>Catabrosa aquatica</i> 10—50
<i>Calamagrostis pseudophragmites</i>	<i>Melica nutans</i> 30—60
80—150	<i>Bromus erectus</i> 30—90
<i>Calamagrostis villosa</i> 60—120	<i>Triticum dasyanthum</i>

Die Zusammenstellung zeigt, daß die Verhältnisse der Zellwellung nicht so einfach liegen dürften; jedenfalls nur auf die Größe abzustellen, ist ganz unrichtig. Teilweise scheinen wieder systematische Beziehungen mitzuwirken. Die Anpassung an ein bestimmtes Milieu ist auch nicht allein maßgebend, indem sonst



doch zu verschiedeuartige Typen zusammengestellt werden müßten, wie alle drei Reihen zur Genüge beweisen.

Die Längen der Langzellen bei einigen beliebig gewählten Gräsern zeigten so große Differenzen, daß eine genauere Untersuchung dieses Punktes mir von Interesse schien. Um einen ev. Einfluß des Bodens festzustellen, denn auf diesen lief die Sache heraus, wurden einige vergleichende Kulturversuche unternommen.

Als Versuchsfeld dienten mir vier nebeneinander liegende Parzellen im Versuchsfeld Adlisberg der Eidgen. forstlichen Zentralanstalt. Die Grundstücke waren 50—80 cm mit Erde gefüllt. Die Provenienz der Erden war folgende: zäher Jurakalkboden von Baden, reiner Sandboden aus dem Glattal bei Schwamendingen, Humus vom Oerlikerried, Ton aus dem anstehenden Moränenboden des Zürichbergs.

Als Versuchsarten dienten: *Triticum repens majus*, *Cynodon dactylon*, *Pennisetum villosium*, *Glyxeria aquatica*, *Phalaris arundinacea*, *Hierochloc odorata*. *Triticum* wurde in Töpfen aus Samen gezogen und sobald als möglich in die Versuchsparzellen versetzt. *Cynodon* stammte aus Stecklingen, die alle von einer Pflanze genommen waren. Je 1—2 Internodien von Pflanzen, die aus ihrem natürlichen Standort bei Basel geholt waren, wurden verpflanzt. Das Gleiche geschah mit den übrigen Pflanzen. Individuelle Schwankungen sollten so nach Möglichkeit vermieden werden. Sämtliche Arten waren, mit Ausnahme von *Pennisetum*, zwei Vegetationsperioden in Beobachtung, letzteres nicht, weil eine Überwinterung im Freien unmöglich gewesen wäre. Der Faktor Klima war für alle der gleiche, indem alle vier Beete nebeneinander lagen, ohne durch Besonnung etwelche Differenz aufzuweisen.

Über die Größe von Organen und ihre Zellen liegen einige wenige Arbeiten vor. Sachs (39, p. 70) war hierüber der Ansicht, daß hier keine Proportionalität bestehe. Amelung (2, p. 207 ff.) gelaugte auf Grund von 1200 Messungen zu folgenden Schlußfolgerungen: Homologe Organe derselben oder verschiedener Pflanzen bestehen aus nahezu gleichgroßen Zellen, auch wenn die Organe sehr verschiedene Zellen haben. Sierp (47, p. 123) endlich kommt zu folgendem Resultate: Die Zellgröße bei ein und derselben Pflanze ist konstant, regelmäßige Schwankungen kommen vor, die mittlere Zellgröße ist nur durch viele Messungen erlangbar. Äußere Ursachen haben auf die Zellgröße einen großen Einfluß, trotzdem ist für die Zellgröße eines Gewebes einer Spezies ein Mittelwert charakteristisch und erblich festgelegt. Existiert ein Unterschied in der Größe der Pflanze bzw. ihrer Organe, so kann er auf einer entsprechenden Reduktion der Zellgröße, auf gleichzeitiger Reduktion der Zellgröße und Zellenzahl oder sogar auf einer Verminderung der Zellenzahl und einer entsprechenden Vergrößerung der Zellen beruhen. Die Sachs'sche (39, p. 70) Ansicht war auf Grund von Abstraktionen gewonnen, die Amelung'schen (2, p. 207 ff.) Angaben werden durch die neueren Untersuchungen von Sierp (47, p. 123) teils widerlegt; jedenfalls aber stark erweitert. Für unseren Fall zeigen sie, daß die äußeren Faktoren von Bedeutung sind.



Am Beginn meiner Messungen wurden beliebige Internodien aus verschiedenen Böden genommen und davon je 60 Langzellen gemessen; dabei wurden oft schöne Übereinstimmungen erhalten, indem die Summe von je 30 Messungen beinahe gleich war. Die ersten Resultate für *Triticum* waren folgende:

Sand 159.42 $\mu$	Ton 281.97 $\mu$
Jurakalk 179.20 $\mu$	Humus 342.72 $\mu$

Dabei waren auch die verschiedenen Entwicklungslängen der Internodien aufgefallen, somit war leicht denkbar, daß zwischen Internodienlänge und Langzellen ein Verhältnis bestehen werde. Um diese Fehlerquelle zu eliminieren, wurde das ganze mir zur Verfügung stehende Material mit dem Millimetermaßstab gemessen, das Resultat von je 200 Messungen war folgendes: Durchschnittliche Internodienlänge

Kalk 2.5 cm	Sand 2.741 cm
Ton 2.68 cm	Humus 3.465 cm

Eine Proportionalität mit dem ersten Messungsergebnis war nicht vorhanden, das von Sachs (39, p. 70) aufgestellte Postulat schien sich also zu bewahrheiten. Die folgenden Messungen sollen nun zeigen, was für Zahlen sich ergeben, wenn man ein aus 200 Messungen berechnetes Durchschnittsinternodium zu Grunde legt.

Sand 167.54 $\mu$	Ton 207.70 $\mu$
Kalk 198.08 $\mu$	Humus 242.91 $\mu$

Die erhaltenen Werte zeigten eine große Annäherung, die Variationen in der Größe sind aber immer noch in der gleichen Richtung. Warum aber diese Annäherung? Meine Messungen ergaben für alle Böden und Pflanzen, daß die Ausläufer mit je 2–4 kurzen Internodien ihren Anfang nehmen; darauf tritt eine starke Streckung ein, die oft von einem Knoten zum andern eine Differenz von 1 cm betragen kann, und nachher tritt eine allmähliche Längenabnahme bis gegen die Spitze hin ein. Verschiedene Male wurden auch Rhizome angetroffen, bei denen zwei Maxima vorhanden waren und dazwischen eine Verkürzung, die durch äußere Einflüsse, wie Steine etc., im Boden zu erklären ist. Die Durchschnittsinternodien waren also alle aus der Wachstumszone genommen, wo noch nicht die größte Internodienlänge erreicht war.

Als letzte Messungsreihe wählte ich nun je gleiche Größe, 4 cm lange Internodien, weil es sich zeigte, daß diese Länge nur selten überschritten wird. Die Maximallänge betrug 7,6 cm im Humus.

Sand 174.415 $\mu$	Ton 243.125 $\mu$
Kalk 214.257 $\mu$	Humus 311.00 $\mu$

In analoger Weise wurden hierauf Messungen mit *Cynodon* ausgeführt. Die beliebig gewählten Internodien ergaben folgende Werte:

Sand 38.575 $\mu$	Ton 81.025 $\mu$
Kalk 55.450 $\mu$	Humus 76.00 $\mu$

Die durchschnittliche Internodienlänge wurde hier nicht mehr bestimmt, da ich keine 200 Internodien zur Verfügung hatte und eine kleinere Anzahl für diesen Zweck nicht geeignet gewesen wäre, besonders da *Triticum* gezeigt hatte, daß diese Zahl ohne Belang sei. Es wurden Internodien von 3 cm Länge gewählt. Die Resultate waren ähnliche:

Sand 56.325 $\mu$	Ton 84.707 $\mu$
Kalk 59.582 $\mu$	Humus 106.33 $\mu$

Die Resultate stimmen dem Sinne nach nicht ganz mit dem ersten überein, dafür mit dem Resultat, wie es bei *Triticum* zu Tage trat. Das Ergebnis von Humus in der ersten Messung fasse ich als Zahl eines kleinen Internodiums auf, das noch in Streckung begriffen war; für Ton scheinen in beiden Fällen ausgewachsene Internodien gewählt worden zu sein.

In ganz ähnlicher Weise verhielt sich *Phalaris arundinacea* (beliebig gewählte Internodien):

Sand 291.93 $\mu$	Ton 358.752 $\mu$
Kalk 378.954 $\mu$	Humus 416.031 $\mu$

Kalk und Ton haben ihre Rolle gewechselt, der Einfluß ist hier umgekehrt. Bei 1.5 cm langen Internodien ergaben sich folgende Werte:

Kalk 386.6 $\mu$	Sand 444.6 $\mu$
Ton 441.2 $\mu$	Humus 556.33 $\mu$

*Pennisetum villosus* ergab bei der ersten beliebigen Messung:

Kalk 57.30 $\mu$	Humus 62.81 $\mu$
Ton 95.20 $\mu$	Sand 110.46 $\mu$

Ausgewählte Internodien von 3 cm Länge änderten in gewisser Beziehung die Reihenfolge der Böden:

Humus 142.165 $\mu$	Kalk 302.665 $\mu$
Ton 180.625 $\mu$	Sand 310.415 $\mu$

Die Zahlen zeigen, daß bei den Gräsern verschiedene Faktoren bestimmend sind. Ich bin davon ausgegangen, daß das längste Internodium dort vorkommt, wo das Gras am besten gedeiht. Andererseits wäre aber auch die Erklärung möglich, daß, je schlechter ein Medium einem Gras zusagt, um so eher es andere Bedingungen zu erreichen sucht. Dies ist ihm möglich durch kräftige Rhizombildung (bewirkt durch maximale Streckung der Zellen), die der Pflanze neues Terrain, also auch neues Nährsubstrat verschafft. Dabei ist es dann ganz dem Zufall überlassen, ob besseres Terrain wirklich erreicht wird. Gegen letztere Erklärung sprechen aber die Beobachtungen an meinen Kulturen. Das Humusbeet präsentierte sich immer am besten. Alle Pflanzen waren schön entwickelt, mit Ausnahme von *Pennisetum*, das eher schwächlich aussah. Ebenso gelang es mir gar nicht, gewisse Pflanzen überhaupt zu ziehen. *Hierochloa odorata* ist mir bei zweijährigen Versuchen im Kalkboden immer eingegangen, die Stecklinge sind immer bald verdorrt. *Gly-*

*xeria* verhielt sich ganz analog, es konnte nur auf Sand- und Humusboden davon gebracht werden; die Zellmessungen wurden bei beiden Arten daher unterlassen. Ich vermute daher, daß *Triticum*, *Cynodon* und *Phalaris* auf Humus ihre beste Existenz finden und daß in absteigender Reihenfolge die einzelnen anderen Böden können, wie sie die Zahlen ergaben. *Pennisetum* als ausgesprochenes Sand- und Steppengras liebt den Sand und findet dort seine besten Bedingungen; ob dabei auch die Erblichkeit eine gewisse Nachwirkung auszuüben vermag, ist nicht ausgeschlossen. Da alle Gräser in so prompter Weise auf die Bodenunterlage reagierten, so muß der Standort der maßgebende Faktor gewesen sein, da das Klima das gleiche war.

Im anatomischen Teil wurden die Gräser nach dem Bilde der Epidermiszellen in vier Typen eingeteilt. Die Beispiele der einzelnen Typen sind nun aber in ihren Standortsbedingungen etc. so verschieden, daß es eben unmöglich ist, hier etwas Gemeinsames herauszubekommen. In jeder Gruppe kommen Hygrophyten und Xerophyten vor, die wieder durch zahlreiche Mesophyten unter sich verbunden sind. An die physiologische Trockenheit des Torfbodens zu denken, ist für unseren Fall nicht angängig, weil alle Hygrophyten gar keine Moorgräser sind, sondern Gräser stehender und fließender Gewässer, wo diese Erklärungsweise unmöglich ist. Es sind so Konvergenzen in der Epidermisausbildung geschaffen, die ganz überraschend sind. So sind z. B. *Oryza clandestina* und *Cynodon dactylon* in ihrem Hautgewebe, auf dem Querschnitt betrachtet, sehr ähnlich, wenn man die Form der Kurzzellen nicht in Betracht zieht, und doch stellen die beiden Gräser fast Extreme dar. *Oryza* muß seine Gewebe vor Wassereintritt, d. h. überhaupt sein Luftgewebe schützen. *Cynodon* bildet ein Hautgewebe in ganz analoger Weise aus, um Transpirationsschutz zu erreichen. Es hat aber auch Spaltöffnungen und Poren, beides Gebilde, die *Oryza* völlig abgehen müssen. Ähnliche Fälle ließen sich noch mehrere aufführen, sie zeigen nur, daß in der Natur die verschiedenen Bedürfnisse durch anatomisch gleiche Strukturen befriedigt werden können.

Der bei der Langzellwellung aufgestellte Typus C ist auch noch unter diesem Gesichtspunkt zu betrachten. Es wurde bereits auf die Häufigkeit der Kegelzellen in diesem Typus hingewiesen, die sich mit den Duval-Jouveschen Gebilden (9, p. 227) vergleichen lassen. Von letzteren wird z. B. von Westermaier (57, p. 65) angenommen, daß sie vorhanden sind, um ein allzu starkes Kollabieren der wasserführenden Epidermiszellen zu vermeiden, und um so die Turgorschwankungen, die bei der Transpiration geschaffen werden, stets wirksam aufzunehmen. Eine gleiche Rolle schreibe ich diesen Gebilden bei den Gräsern zu. Ihr anatomisches Bild ist ja etwas anderes; hier haben wir es mit engen, knopfartigen Aufwölbungen der Epidermis zu tun; bei den Cyperaceen hingegen mit kegelförmigen Aufsätzen über Bastzellen. Ihr Vorkommen beschränkt sich nur auf kurzzellarme oder kurzzellfreie Epidermen; die hier aufgeführten Beispiele sind besonders Gräser

feuchter Standorte, die aber auch zeitweise der Trockenheit ausgesetzt sein können, ich erinnere nur an die *Calamagrostis*-Arten, an *Phalaris*, an *Hierochloe* u. a. m. Anders verhalten sich die Festucaceen, hier ist die Kurzzellarmut mehr systematischer Charakter, Kegelzellen wurden hier auch keine beobachtet.

Die Verbindung der einzelnen so durch Kurzzellen unterbrochenen Wassergewebe findet dann durch zahlreiche Poren statt. Die Funktion der Poren ist also eine doppelte. Teils dienen sie zur Kommunikation von durch Kurzzellen unterbrochenen Langzellsüßen, teils als Aufnahmeöffnungen bei der Durchlüftung, teils für den Wasseraustritt bei der Transpiration.

Ist diese Funktion richtig erkannt, so ist der logische Schluß, daß die Kurzzellen vorhanden sind, um ganz allgemein dieses Kollabieren zu unterdrücken und die Wasserbahnen in der Epidermis offen zu halten. Werden aber viele Kurzzellen eingeschaltet, so sind die Langzellen aus begreiflichen Gründen entsprechend kürzer. Das trifft in der Tat auch zu. Ausgeführte Messungen an beliebig gewählten Zucker- und Stärkegräsern ergaben, daß die Langzellen bei Stärkegräsern mit ganz wenigen Ausnahmen (*Glyxeria aquatica*, *Pennisetum rillosum*) zwischen 40—150  $\mu$  schwanken (10 untersuchte Arten). Die Größe der Langzellen von 24 Zuckergräsern bewegt sich in der Großzahl der Fälle zwischen 150—500  $\mu$ . Hier kamen auch mehrere Ausnahmen vor, die sich aber wieder durch den Standort der Pflanzen erklären lassen, wie *Arena filifolia*, *Triticum repens glaucum*. Auf die Angabe der genauen Resultate verzichte ich, weil nicht alle Zahlen sich auf Durchschnittsinternodien beziehen und daher nicht absolut miteinander vergleichbar sind.

Bei einigen Pflanzen würde demnach eine gewöhnliche aus Lang- und Kurzzellen bestehende Epidermis genügen; bei anderen Arten wäre eine starke Verdickung der Lang- und Kurzzellen nötig, und die vier aufgestellten Klassen sind unter diesem Gesichtspunkt zu betrachten. Anders die Gruppe mit  $\pm$  wenigen Kurzzellen (C). Hier genügen die kleinen Kegelzellen, um ein totales Kollabieren zu vermeiden, und wieder in anderen Fällen kann die Pflanze auch dieser entbehren. Als Erklärung sind hier teils Standortbedingungen anzugeben, teils verschiedene individuelle Turgorverhältnisse, die diesen Arten ihr Dasein ermöglichen. Für unsere Gruppe C würde eine solche Erklärung passen, indem ja teils Hygrophyten, teils aber auch besondere Waldgräser dazugehören, alles Formen, die, einige Ausnahmen abgesehen, nicht so an Wassermangel zu leiden haben.

Die Wellung und Verzahnung der Epidermen in den Gruppen A und B wären, unter diesem Gesichtspunkt aufgefaßt, nicht als Widerstände gegen die mechanische Wirkung des Windes, sondern als Widerstände gegen das Zusammenfallen der Zellen zu erklären. Es liegt ja auf der Hand, daß solche durch Wellung vielfach verzackte Wände größere Reibung, also auch größeren Zusammenhang besitzen, als bloß aneinandergelegte Zellwände, deren Berührungsfläche ja bedeutend kleiner ist.



Wie verhalten sich nun die Gräser in Bezug auf ihren osmotischen Druck?

Allgemein ist zu sagen, daß die reinen Zuckergräser höhere osmotische Drucke aufweisen werden, als die Zuckergräser mit Hemizellulosen und die Stärkegräser.

Zu Gruppe C gehören aber, mit zwei Ausnahmen, nur Zuckergräser (*Sesleria* und *Diplachne*)<sup>1)</sup>. Die ganz ungeschützten Festucaceen sind reine Zuckergräser. Die Gräser mit Kegelzellen haben zum Teil Hemizellulosen neben Zucker, die physiologische Erklärung scheint mir zutreffend.

Von den 36 Arten der Gruppe A sind ein Drittel Stärkegräser; von den 22 Gräsern der Gruppe B sind 7 Stärkegräser. Beizufügen ist noch, daß Zucker + Hemizellulosen als Reservestoff besonders in Gruppe A und B zu treffen ist. Fünf Stärkegräser der Gruppe B zeigen noch gewisse Eigentümlichkeiten. Zuerst *Panicum virgatum* und *Andropogon Halepensis*, sie sind charakterisiert als Gräser, bei denen allgemein oder doch überwiegend eine Mehrzahl von Korkkurzzellen hintereinander vorkommen und durch relativ kurze Langzellen (*Andropogon* 64.25  $\mu$ , *Panicum* 52.16  $\mu$ ). *Glyxeria plicata* ist die einzige Art, bei der reine Kurzzellreihen gefunden wurden, und alle drei *Glyxeria*-Arten sind durch relativ reichliche Kurzzellbildung ausgezeichnet. Andere Beziehungen mögen ja auch noch nebenher mitwirken, aber jedenfalls besteht zwischen Transpirationsschutz, Kurzzellhäufigkeit, Wellung und osmotischem Druck eine bestimmte Relation.

Die chemische Beschaffenheit der Langzellmembran und der Standort sind ohne Zusammenhang. Die Vertreter mit Zellulose-Membran gehören allen Formationen an, ganz gleich verhalten sich die verkorkten, verholzten und die gemischten Wände. Es müssen hier individuelle Bedürfnisse befriedigt werden, deren Bedingungen vorderhand noch nicht definierbar sind.

Etwas klarer liegen die Verhältnisse bei der Ausbildung der Hypodermis. Die Gräser, bei denen ich eine solche nachweisen konnte, lassen sich in zwei Gruppen trennen. Die einen sind alles Hygrophyten, hier funktioniert die Hypodermis jedenfalls nur als bloße mechanische Verstärkung der oft sehr zarten Rinde (z. B. *Luxiola*, *Oryza*, *Arundo*). Anders Gruppe 2; hier finden wir ausgesprochene Xerophyten, wie *Cynodon*, *Sporobolus* und *Diplachne*, neben Fels- und Schuttgräsern wie *Sesleria*, *Trisetum distichophyllum*. Beide der Hypodermis zugeschriebene Funktionen müssen hier wirksam gedacht werden. Ich erinnere auch an die deutliche Längsstreckung der Hypodermiszellen, die auf Leitung in bestimmter Richtung hindeutet. Standort und Klima sind die beiden herrschenden Faktoren, die diese Verstärkung des Hautgewebes bedingt haben.

<sup>1)</sup> Die beiden Ausnahmen, *Diplachne serotina* und *Sesleria coerulescens* zeigen dafür aber eine andere Anpassung. Beide Rhizome haben oft sehr genäherte Internodien, so daß die Niederblätter sich dachziegelartig überdecken. Durch das so geschaffene Luftkissen wird sicherlich auch ein großer Schutz gewährleistet, der die sonst gegenüber den anderen Arten verminderte Resistenz etwas ausgleicht. Eine gleiche Einrichtung besitzt auch *Lygeum spartum*, das aber sonst zu Gruppe A gehört.

Die spärlich vorkommenden Haare scheinen ohne größere physiologische Bedeutung zu sein. Nur ist ihnen eine bestimmte mechanische Wirksamkeit als Schubhaare zuzuschreiben, wenn sie deutlich alle in einer Richtung gestreckt sind, wie es bei *Trisetum flavescens* und *Milium effusum* der Fall ist. Bei den wenigen anderen Arten sind die Haare mehr als rudimentäre Gebilde aufzufassen, die eben auch an unterirdischen Achsenorganen vorkommen können.

### c. Das mechanische System.

Schwendener (43, p. 128 ff.) hat über Standort und Rhizomstruktur Untersuchungen veröffentlicht, indem er Pflanzen aus bestimmten Standorten auswählte und deren Charaktere beschrieb. Die untersuchten Arten sind fast alles Cyperaceen. Die Charaktere betreffen teils die Ausbildungen des mechanischen Systems, teils als dessen Ursache das  $\pm$  Vorhandensein von Lufthöhlen und Interzellularen in der Rinde.

Das Hauptergebnis der im ersten Teile enthaltenen Zusammenstellung der anatomischen Verhältnisse ist, daß sich in der Großzahl der Fälle der Reservestoff (Zucker und Stärke) aus der Struktur bestimmen läßt.

Wir beobachten nämlich, daß sämtliche Beispiele der Typen I—VII und XVIII Stärkegräser sind, die Arten der anderen Typen speichern inulinartige Kohlenhydrate. Zwischen reinem Zuckergras und hemizellulosehaltigem Zuckergras gelang es mir nicht, durchgreifende Unterschiede herauszufinden. Doch kommen einige wenige Ausnahmen vor. Zuerst betrifft es die drei untersuchten *Brachypodium*-Arten (*B. pinnatum*, *B. mucronatum*, *B. ramosum*), die ihrer Struktur nach den Zuckergräsern näherstehen als den Stärkegräsern. Der osmotische Druck von *Brachypodium pinnatum* bleibt in den gleichen Grenzen wie der der anderen Stärkegräser, bildet hier also keine Ausnahme oder einen vermittelnden Übergang zwischen den beiden Gruppen. Eine weitere Ausnahme bildet *Alopecurus bulbosus*, das trotz seiner Struktur Zuckergras ist.

Allgemein ist bei den Stärkegräsern eine mehr oder weniger zentripetale Tendenz in der Anordnung der mechanischen Elemente zu erkennen, indem nur eine relativ kleine Rindenzone sich vorfindet. Die Hygrophyten unter den Stärkegräsern verhalten sich verschieden. Meist ist bei ihnen gar kein Bastring vorhanden. Oft sind dafür die Gefäßbündel kreisartig angeordnet, dabei kommen bei *Glyceria*-Arten etwa Verschmelzungen vor. Die Rinde ist auch nur von kleinen Lufthöhlen durchzogen. Dafür tritt zum Schutz gegen radial wirkende Druckkräfte ein stark entwickeltes Hautsystem auf (Epidermis + Hypodermis: *Oryzo*- und *Glyceria*-Arten).

Bei den Arten mit großen Lufträumen, die Typen IV und VII meiner Zusammenstellung (p. 17) vermag das Hautgewebe dem Eindrücken des Ganzen zu wenig widerstehen, besonders da noch eine große Markhöhle vorhanden ist. Zum Schutze der Querschnittsform ist hier unter der lufthöhlenhaltenden Rinde eine Schuttscheide

mit daran anschließendem Bastring vorhanden. Bei ganz großen Querschnittsformen, wie bei *Arundo phragmites*, wird gegen die zentrale Markhöhle noch ein zweiter Bastring angelegt.

Anders bei den xerophytischen Störkegräsern. Sind Lufthöhlen in der Rinde vorhanden, so werden dieselben durch Schutzscheide und Bastring geschützt. Bei den übrigen Arten haben wir ein verschiedenes Verhalten. Bei *Phyllostachys nigra* und *Gymnothrix latifolium* fehlen die Schutzscheide und der Bastring, die immer das Ganze umhüllen. An ihre Stelle treten starke Bastbeläge besonders bei den mehr peripheren Bündeln auf. *Gymnothrix* geht schon einen Schritt weiter (Fig. 65), indem dort schon Verbindungen von ein bis mehreren Bündeln sich vorfinden, die sich ringförmig zusammenschließen. Als weiteres Hilfsmittel kommen zuletzt die oft durch starke Hemizelluloseanlagerungen charakterisierten Grundgewebezellen in Betracht, ob dieselben immer nur Reservestoffe oder aber auch Gerüstsubstanzen sind, läßt sich nicht beweisen, eher haben sie beide Funktionen nebeneinander zu erfüllen. Bei *Panicum virgatum*, *Phyllostachys nigra*, *Diplachne serotina* und *Sesleria coerulea* haben wir es jedenfalls besonders mit Gerüstsubstanzen zu tun. Ihr Tinktionsverhalten gegenüber Safranin gibt hier keinen Anschluß, da sie sich intensiv rotfärben. Ihre Hydrolyisierbarkeit stellt sie wieder unter den Sammelbegriff der Hemizellulosen. Die regelmäßige Auflagerung bei allen Störkegräsern spricht nur für eine gewisse mechanische Leistungsfähigkeit. Als weiterer Faktor, der ähnlich zu erklären ist, ist noch die mehr oder weniger isodiametrische Form zu erwähnen. Diese Form ist jedenfalls mechanisch wirksamer, als die langgestreckten Zellen der Zuckergräser, die dann aber selber wieder viel besser auf andere Weise geschützt sind.

Die Zuckergräser zeigen viel mehr Übereinstimmung in ihrem Verhalten. Die Arten mit subepidermalen Rippen haben reine Stengelstrukturen; sie sind also nicht mit den übrigen Spezies in Vergleich zu setzen. Vor allem fällt bei diesen Arten eine größere Entwicklung der Rinde auf. Wie bei der Gattung *Poa* von *P. pratensis*, die oft noch vereinzelte Rippen haben kann, bis gegen *P. Cenisia* alle Übergänge vorkommen, wurde bereits erwähnt (p. 13). Eine deutliche, meist U-förmige (ein- bis mehrfache) Endodermis ist fast immer vorhanden (Ausnahmen *Catabrosa aquatica* und *Paspalum Michauxianum*). Die Entwicklung der mechanischen Zellformen ist eine größere. In der Großzahl der Fälle ist die Mehrzahl der Gefäßbündel von mechanischen Zellen zu einem Ring vereinigt, wie in der Tabelle gezeigt wurde. Große Unterschiede zwischen hygrophilen und xerophilen Arten sind nicht zu konstatieren. Die beiden einzigen untersuchten Hygrophyten *Catabrosa aquatica* und *Phalaris arundinacea* sind auch zu wenig ausgesprochene Wasserbewohner, sondern eher Mesophyten. Auch bei den Xerophyten ist wenig Allgemeines zu sagen. Es herrscht hier oft die Tendenz vor, die Rinde abzuwerfen und an Stelle der Epidermis das Endoderm treten zu lassen, eine Erscheinung, die bei Störke-



gräsern nur bei *Diplachne serotina*, *Sesleria coerulescens*<sup>1)</sup> und seltener bei *Panicum virgatum* beobachtet wurde. Eine kräftigere Ausbildung der Mark- ev. auch der Rindenzellen ist bei vielen xerophilen Arten anzutreffen (z. B. *Lygeum spartum* und einige *Triticum*-Arten). Auf mechanische Einflüsse zurückzuführen ist die verschiedenartige Rindenentwicklung bei *Trisetum distichophyllum* auf verschiedenem Substrat (p. 16, Fig. 98, 99).

Wichtig scheint eine experimentelle Prüfung der Frage, wie das mechanische System in verschiedenen Bodenarten bei ein und derselben Art geändert wird und ob noch andere strukturelle Änderungen dabei zu Tage treten.

Die nämlichen Versuchspflanzen, die mir den Einfluß des Bodens auf die Epidermis zeigten, wurden auch auf diese Verhältnisse hin untersucht. Daß ein leichter Humus- oder gar ein Sandboden eine Pflanze ganz anders mechanisch beeinflußt, als dies bei zähem Jurakalk oder tonigem Moränenboden der Fall ist, sollte ohne weiteres anzunehmen sein.

Die erhaltenen Differenzen waren aber sehr geringe. Geprüft wurden die entsprechenden sukzessiven Internodien aus vier Böden von *Triticum repens majus*, *Cynodon dactylon* und *Pennisetum villosum*. Es ergab sich dabei, daß die definitive Struktur in verschiedenen Internodien, also nach verschieden langer Zeit erreicht wird. So tritt bei *Triticum repens* im Humusboden zuletzt das definitive Stadium ein, sonst zeigen sich recht wenige Unterschiede. Das Auftreten einer U-förmigen Endodermis wurde auch zuletzt im Humusboden beobachtet, eine Erscheinung, die mit der vorher erwähnten also parallel geht. Ähnlich verhielten sich *Cynodon* und *Pennisetum* in den Kulturen, hier wurde wieder das Endstadium zuletzt im Sandboden erreicht. Bei den Pflanzen auf Jurakalk trat eine deutlich stärkere Verdickung des Grundgewebes als in den übrigen Bodenarten auf.

Kulturen von *Cynodon dactylon* und *Panicum virgatum* auf gewöhnlichem Boden und im Wasserbassin zeigten bei den Wasserpflanzen das Verschwinden einer Hypodermis, dünneres Rindenparenchym und bedeutend kleineren Durchmesser der Rhizome (1:0,68 und 1:0,73). Sonst war das Gedeihen auch in diesem ungewohnten Medium ein gutes; sie entwickelten üppige Triebe und kamen beide zur Blüte. Die Dicke der Langzellen war auch bei den Wasserpflanzen begreiflicherweise viel geringer als bei denen natürlicher Standorte.

#### Anhang: Die Bohrspitze des Gramineenrhizoms.

Die Vegetationspunkte in den Rhizomen befinden sich in den sogenannten Bohrspitzen. Dieselben haben im großen und ganzen eine ziemlich konstante Form und zwar die einer Granate. Diese

<sup>1)</sup> Diese beiden Arten haben bekanntlich keine Kurzzellen, also eine sehr schwach und wenig geschützte Epidermis im Vergleich zu ihrer Lebensweise. Trotz der dachziegelartig angeordneten Niederblätter geht die Epidermis etwa verloren.



Form ist bedingt durch ihre Aufgabe, möglichst leicht durch den Boden dringen zu können, um für die Pflanze das nötige Terrain zu gewinnen.

Der Schutz des jugendlichen Gewebes gegen Verletzungen durch Bodenteilchen wird bewirkt durch zusammengerollte oder -gefaltete Niederblätter, die den Vegetationskegel haubenförmig umgeben. Die Versteifung wird durch zwei Faktoren bewirkt. In erster Linie sind es Bastfasern, die die nötige Festigkeit bedingen können; bei anderen Gräsern (z. B. *Holcus mollis*, *Glyzeria aquatica*, also bei einigen Hygrophysten; aber lange nicht bei allen, da Ausnahmen vorkommen, wie *Phalaris*, *Oryza* und *Arundo*) sind es hohe Turgorkräfte, die eine Stärkung des mechanisch ungeschützten Organs ermöglichen.

Nach Ortmann (32, p. 5) hat die Bohrspitze die gleiche Funktion wie die Kolcorrhiza der Wurzeln, indem sie wie diese ein zartes Organ zu schützen hat. Ich fand nun auch, daß das äußerste Niederblatt um die einzelnen Bündel herum reichlich Stärke aufweist und zwar ist eine deutliche Übereinstimmung in der Lage der Körner zu sehen. In den weiter zurückliegenden Niederblättern war keine Stärke nachweisbar; sie war also absorbiert. Die Stärkekörner fanden sich bei allen hierauf untersuchten Arten (ca. 40) und zwar auch bei Zuckergräsern. Physiologische Versuche wurden keine angestellt; einzig wurden einige Bohrspitzen aus dem Boden genommen und sofort mit Alkohol fixiert, um ein Herumfallen der Stärkekörner zu verhindern und so die regelmäßige, einseitige Verteilung der Stärke konstatiert. Ihre einseitige Lage und die Beweglichkeit erinnern sehr stark an die Statolithenfunktion in der Wurzelspitze.

Die Lage der Niederblätter ist die nämliche wie bei den Laubblättern; den gefalteten Laubblättern in der Knospenlage entsprechen gefaltete Niederblätter in der Bohrspitze (z. B. *Poa*-Arten), gerollten Laubblättern: gerollte Niederblätter (Mehrzahl der Gräser).

Von Interesse schien mir bei *Glyzeria aquatica* eine Verwachsung der beiden Blatthälften zu einem ovalen Gebilde, das in der Mitte eine ovale Spalte aufwies. Daß ein solches ungeteiltes Blatt mechanisch besser wirksam ist, besonders wenn es sonst aller Bastbeläge entbehrt, ist zweifellos, indem es ja als Keil bedeutend fester ist.

#### d. Das Leitungssystem.

Über das Leitungssystem, speziell über die Bündel, sind wenig allgemeine Tatsachen zu erwähnen. Von Lecomte (25, p. 240) wurde gezeigt, daß mit der Größenzunahme der Pflanzen eine Vergrößerung der Siebröhren Hand in Hand geht, eine Ansicht, die auch Strasburger (53, p. 921) als richtig anerkennt. Auffallend sind in den Rhizomen die großen Siebröhren meines Typus IV (Fig. 90); es betrifft dies *Oryza hexandra*, *Luziola permrana*, *Arundo phragmites* und *Phyllostachys nigra*. *Arundo phragmites* hat gewöhnlich ganz einfach gebautes Phloëm (Typus I), wie wir

es in der Mehrzahl der Gramineenbündel antreffen (Fig. 96). Schilfrhizome aus dem Bodensee, die einen Durchmesser von ca. 2 cm aufweisen, zeigten ein ganz verändertes Bild. Es war eine Gruppe von 3–5 größeren Siebröhren in der Mitte vorhanden, in der Umgebung finden sich wenig Siebparenchymzellen, eine Anpassung, die ich mit Lecomte (25, p. 240) als eine direkte Anpassung an die bedeutende Größe des Schilfs der Seen auffasse (Fig. 97). Die Durchschnittswerten der Siebröhren bei Bodenseeschilf betrug ca. 41  $\mu$ , bei Rhizomen von den Ufern der Aare 15.5  $\mu$ .

Die Stärkegräser haben auch im allgemeinen die regelmäßigeren Gefäßbündel, die auch bei Verkümmern die Anordnung ihrer Elemente beibehalten und nur an Größe abnehmen; dabei kann auch das Holzparenchym verschwinden. Der Unterschied ist aber nicht durchgreifend, da zahlreiche Ausnahmen zu finden sind. Diese sind zwar teils auch wieder erklärlich durch die Kürze der betreffenden Rhizominternodien, so daß gar keine regelmäßige Struktur zustande kommen kann (*Sesleria coerulescens*, *Diplachne serotina*).

Auf die Beziehungen von Endodermisbau zu Standort und Klima hat vor allem Schwendener (43) aufmerksam gemacht. Er betont, daß nur die Extreme besonders deutlich sind, daß dazwischen und aber auch sonst viele Ausnahmen vorkommen, die auch bei genauer Kenntnis aller biologischen Tatsachen doch nicht ohne weiteres erklärlich sind. Beziehungen zwischen der Form der Endodermis, d. h. ob O- oder U-förmig, und Standort und Klima bestehen keine. Beim mechanischen System habe ich zu zeigen versucht, wie vielen Hygrophyten eine Gesamtscheide überhaupt abgeht, daß dafür aber Einzelscheiden auftreten können, und wie bei Vorkommen von Lufthöhlen eine solche anzutreffen ist. Die Scheiden sind dann immer schwach ausgebildet, sie sind O-förmig. Diese Tatsache hat nur für die Stärkegräser Richtigkeit. *Phalaris arundinacea* als Zuckergras verhält sich wieder anders, es besitzt eine deutliche ein- bis zweischichtige Endodermis. Bei dieser Art wird aber auch etwa die Rinde abgeworfen, und die Schutzscheide muß die Funktion der Epidermis übernehmen.

Erst die xerophilen Stärkegräser bringen es zu einer typisch entwickelten Scheide — wie wir sie bei den Zuckergräsern so schön entwickelt sehen —, z. B. *Diplachne serotina*, *Sesleria coerulescens*, *Stipa calamagrostis* u. s. f., währenddem wieder *Gymnothrix latifolia* und *Phyllostachys nigra* gar keine Gesamtscheiden besitzen. *Cynodon dactylon* vom Rheinufer bei Basel weist eine ganz schwache Endodermis auf, das gleiche Gras von den trockenen Abhängen des Wallis (Visp) hat eine stark entwickelte Endodermis. *Paspalum Michauxianum*, ein Stärkegras, ist scheidenlos, wenigstens gelang es mir nicht, eine solche nachzuweisen, sondern es ist nur ein Ring von schwach verdickten, mechanischen Zellen vorhanden, der etwa noch unterbrochen sein kann. *Paspalum plicatum*, ein Zuckergras, hat eine starke Endodermis mit anschließendem, wohl entwickeltem Bastring.

Die Zuckergräser sind sehr uniform in ihrem Verhalten. *Calamagrostis aquatica* ist die einzige Art, die keine Scheide besitzt.

Die drei Arten mit subepidermalen Rippen sind hierbei nicht berücksichtigt. In dieser Kategorie können einzelne Gruppen nicht getrennt werden. Bei anscheinbar noch so gut bekannten Gräsern, wie die *Poa*-Arten, treten uns Schwierigkeiten entgegen, die uns zur Zeit nicht lösbar sind. *Poa nemoralis* ist z. B. mit stärkerer Endodermis und mehrfach verkorktem Sklerenchymring angerüstet als *P. Cenisia*, eine Art, die durch ihre Standortsverhältnisse, sowohl mechanisch als auch gegen Trockenheit und daraus resultierendem Verlust von Reserven, viel stärker erscheinen sollte. Solche Beispiele ließen sich noch vermehren.

Die doppelte Ansbildung einer Endodermis ist bei den drei Arten verschieden zu deuten. Bei *Arundo phragmites* sind es Schutzmittel gegen das Eindringen der Rindenluftgänge und der zentralen Markhöhle. Es sind also vor allem mechanische Faktoren, die hier Geltung hatten.<sup>1)</sup> Bei *Alopecurus alpinus*, *Arena alpina* und *Trisetum distichophyllum* ist die Erklärung sehr fraglich. Die beiden ersten Arten sind sicherlich Xerophyten, und so ist die Möglichkeit gegeben, die doppelte Endodermis als Schutz gegen Trockenheit aufzufassen. Bei *Trisetum distichophyllum* aus verschiedenen Böden (Felschutt, Gerölle und Lägerboden) waren doppelte Endodermen vorhanden. An dieselbe Anpassung ist also hier nicht zu denken.

Aus dem Auftreten einer Endodermis kann nicht auf ihre Funktion geschlossen werden. Auf die Frage, ob sie rein mechanischen Zwecken dienen oder auch den Austritt von Stoffen in die Rinde regulieren soll, gestattet die Untersuchung keine Schlüsse. Es kann der Endodermis sowohl eine rein mechanische Rolle (Turgorkräfte) als auch eine solche als Schutzmittel gegen Stoffaustritt (leichteres Diffundieren von gelösten Kohlenhydraten, starke Scheide, Zuckergräser gar kein Austreten von ungelösten Stoffen, schwache oder gar keine Scheide) zugelegt werden.

### e. Das Speicherungssystem.

Die Entleerung der Reservebehälter im Frühjahr wurde von Puriewitsch (35, p. 1) experimentell nachgeprüft und es hat sich dabei erwiesen, daß dieselbe ganz selbsttätig wie in Endospermen vor sich geht. Eine völlige Entleerung findet aber niemals statt, sondern es bleibt eine immer mehr oder weniger große Anzahl von Zellen mit Reservestoffen gefüllt. Jedenfalls findet bald nach dem richtigen Beginn der Vegetationstätigkeit wieder eine Ansammlung von Stoffen statt. Wenigstens finden sich Hemizellulose und Stärke während der ganzen Vegetationsdauer in kleinen Mengen. Als Ferment sind Inulase und Diastase gefunden worden. Währenddem die Entstehung der Stärke aus Zucker bekannt ist, so weiß man

<sup>1)</sup> Übrigens fehlt der innere Bastring mit seiner Scheide oft. Material vom Aareufer bei Brugg entbehrte beider Gewebe. Schilf aus dem Bodensee zeigte die gleiche Erscheinung, während bei Rhizomen aus dem Versuchsfeld der Schweizer Samenkontrollstation in Zürich beide vorhanden waren. Ebenso spricht Schwendener (43, p. 130) von doppeltem Bastring.



über die Bildung der inulinartigen Kohlenhydrate recht wenig. H. Fischer (13, p. 93) gibt an, daß der Preßsaft von halbwüchsigen Tombinamburknollen, welche Zuckerreaktion aufwies, diese nach einiger Zeit nicht mehr gab, daß also eine Kondensierung zu Inulin stattgefunden habe. Eine genaue makrochemische Verfolgung dieser Vorgänge ist sehr wichtig.

Eine mikrochemische Untersuchung ergab aber einige bemerkenswerte Resultate, so daß eine Aufführung derselben von gewissem Interesse sein dürfte.

Als Versuchspflanzen wurden Vertreter der drei Gruppen *Cynodon dactylon*, *Hierochloe odorata* und *Triticum repens* ausgewählt. Während einer Vegetationsperiode, d. h. von Ende März bis Mitte November, wurden regelmäßig alle vierzehn Tage Rhizomstücke gesammelt und diese in Alkohol (96%) fixiert. Die Pflanzen standen alle im gleichen Beet, hatten somit alle die gleichen Kulturbedingungen und stammten größtenteils von Stecklingen einer Pflanze, um allzu große Schwankungen zu vermeiden.

Als Reagentien dienten Chlorzinkjod für Stärke und Hemizellulose (die Natur der Membran als Hemizellulose wurde schon früher durch Hydrolyse festgestellt), sodann 96% und 98% Alkohol für die inulinartigen Kohlenhydrate und Kupfertartrat und 20% Natronlauge für den Zuckernachweis. Letztere von Flückiger (5, p. 237) gefundene Methode wurde besonders von Tunmann (54, p. 184) empfohlen. Die dabei erhaltenen Resultate waren so gute, daß das Reagens der leichten Anwendbarkeit und der eleganten Resultate halber dem Fehlingschen Reagenz vorgezogen wurde.

Fruktose wirkt sofort in der Kälte, Traubenzucker und Dextrose erst bei gelindem Erwärmen reduzierend. Zum vorans ist zu erwähnen, daß nie Fruktose gefunden wurde, da Reduktion immer erst nach Erwärmen eintrat.

Es war sodann wichtig, wie später später gezeigt wird, daß immer nur völlig ausgewachsene Rhizome gewählt werden, deren Alter an Schnitten leicht an der Struktur zu beurteilen ist.

Um Zufälligkeiten auszuschalten, wurden immer mehrere Schnitte aus verschiedenen Internodien verglichen, da aber nie nichtpassende Internodien vorkamen, so glaube ich, daß die nebenstehende Übersicht von einigem Interesse ist.

Da keine genauen Grenzen feststellbar sind, wurden die drei Kategorien wenig, mittel und viel gewählt, die dann noch durch Spur eine Erweiterung erfuhren. Soviel erlaubt die mikrochemische Methode sicherlich, daß solche drei Kategorien, die durch wiederholten Vergleich der Präparate festgelegt wurden, mit einer relativen Sicherheit unter dem Mikroskop beobachtet werden können, besonders da die Reservestoffe resp. die Kupferoxydulkörner an ihrem natürlichen Platze bleiben, also immer wieder nachkontrolliert werden konnten. Beizufügen ist noch, daß die Untersuchung des fixierten Materials hintereinander geschah, so daß die Präparate leicht unter sich verglichen werden konnten. Die Menge des reduzierenden Zuckers läßt sich schon makroskopisch durch die mehr



## Veränderungen der Kohlenhydrate während einer Vegetationsperiode.

Name	Zeit										
	29. III.	4. V.	15. V.	10. VI.	2. VII.	17. VII.	31. VII.	15. VIII.	31. VIII.	15. IX.	1. X.
<i>Cynodon dactylon</i>	St: v RZ: O H: v	St: w RZ: O H: v	St: w RZ: w H: v	St: O RZ: w H: w	St: O RZ: w H: w	St: w RZ: m H: w	St: w RZ: m H: w	St: v RZ: m H: m	St: v RZ: m H: v	St: v RZ: v H: v	St: v RZ: v H: v
<i>Hierochloë odorata</i>	P: w RZ: w H: v St: O	P: O RZ: w H: w St: O	P: O RZ: s H: w St: O	P: O RZ: s H: w St: O	P: w RZ: s H: w St: O	P: w RZ: s H: w St: O	P: w RZ: s H: w St: O	P: m RZ: w H: v St: O	P: v RZ: m H: v St: O	P: v RZ: v H: v St: O	P: v RZ: v H: v St: O
<i>Triticum repens majus</i>	T: w RZ: w St: O	T: O RZ: s St: O	T: O RZ: s St: O	T: O RZ: w St: O	T: w RZ: m St: O	T: w RZ: m St: O	T: w RZ: m St: O	T: m RZ: v St: O	T: v RZ: v St: O	T: v RZ: v St: O	T: v RZ: v St: O

St = Stärke; RZ = reduzierender Zucker; H = Hemicellulosen; P = Phlein; T = Triticin; w = wenig; m = mittlerer Gehalt; v = viel; s = Spur.

oder weniger intensive Färbung des Deckglases mit Kupferoxydulkörnchen erkennen.

Das erste wichtige Resultat ist, daß die Vegetationsperiode entschieden länger dauert resp. früher beginnt, als gemeinhin angenommen wird. Das Material hätte den ganzen Winter hindurch gesammelt werden sollen, um das Verschwinden des reduzierenden Zuckers zeitlich zu bestimmen, sodann aber auch, um über das Auftreten von Fetten und Ölen in einer bestimmten Zeit Angaben machen zu können.

Die einfachsten Verhältnisse zeigt, von der technischen Seite aus betrachtet, *Cynodon*; schwerer ist schon *Triticum* zu beobachten; die größten Schwierigkeiten bietet *Hierochloë* wegen den Hemizellulosen, die das ausgefällte Phleïn oft in unliebsamer Weise verdecken.

Aus den Angaben ergibt sich, daß das Verschwinden resp. Auftreten der verschiedenen Kohlenhydrate nicht zu gleicher Zeit erfolgt. Sicher läßt sich nicht ersehen, ob der reduzierende Zucker ein wirklicher Reservestoff ist, der auch im Winter vorhanden ist, oder ob er nur ein Übergangsprodukt darstellt. Sein Verhalten bei *Cynodon*: absolutes Fehlen im ersten Frühjahr und die große Menge im Herbst lassen zwar schließen, daß der reduzierende Zucker des Herbstes im Winter ganz kondensiert wird. Auch mit dem biologischen Verhalten von *Cynodon* würde hier kein Widerspruch bestehen. *Cynodon* als wärmeliebendes Gras treibt im Frühjahr sehr spät; seine Blütezeit fällt auf die Monate August—September und so kommt es auch spät zur Ruhe. Der nachgewiesene Verlauf des Kohlenhydratstoffwechsels wäre hier begründet. — Anders verhalten sich die beiden anderen Gräser. Da beide schon sehr frühe im Jahre zu treiben beginnen, so ist der reduzierende Zucker schon als Umwandlungsprodukt anzusehen. Aus den kleinen Mengen, die von März—Juli konstatiert wurden, ergibt sich, daß nur soviel Phleïn und Triticin umgewandelt wird, als neben den neu-assimilierten Stoffen zum Ausbau benötigt wird. Der Gang ist auch hier ganz plausibel: beide Gräser kommen auch im Winter nicht zur Ruhe, sondern treiben bei nicht zu kaltem Wetter ruhig weiter; der niedere Gehalt an Reserven ist bei *Triticum* so ganz erklärlich.

In der Füllung der Reservebehälter im Sommer ist bei allen drei Arten, trotz ihrer verschiedenen Blütezeit und ihrem anderen biologischen Verhalten, eine ziemliche Übereinstimmung vorhanden.

Merkwürdig scheint mir nur das Fehlen der Fruktose, die von vielen Autoren für unterirdische Speicherorgane angegeben wird und die als Abbauprodukt aller inulinartigen Kohlenhydrate gemeinhin auch erwartet werden sollte. In allen Literaturangaben wird erwähnt, daß die Graszucker Fehlingsche Lösung auch in der Wärme reduzieren. Kohlenhydrat-Präparate, die ich von *Phalaris* besitze, zeigten schwache Reduktion. Die Präparate sind aber nicht rein, sondern sind schon ihrem Aussehen nach als Gemische zu betrachten (Graminin, Phleïn, reduzierender Zucker). Aus dem positiven Verlauf der Zuckerprobe aber auf durch das

Reagens, die Erwärmung etc. bedingte Veränderungen schließen zu wollen, scheint mir nicht richtig.

Die Speicherung der Reservestoffe findet, wie viele Proben zeigten, nur in den älteren Teilen des Rhizoms statt. Schneidet man in der Nähe der Spitze, so findet man bei Störkegräsern in den seltensten Fällen den sonst gespeicherten Reservestoff. Die diesbezüglichen Untersuchungen wurden zuerst an Störkegräsern angestellt. Rhizomstücke von *Arundo phragmites* wurden Ende März, zu einer Zeit, wo die Pflanze noch ganz in Ruhe war, gesammelt und auf Stärke geprüft. Das erste Auftreten von Stärke wurde erst im 15. makroskopisch sichtbaren Internodium konstatiert und hier noch in kleiner Menge. Von anderen Kohlenhydraten war in den ersten 10 Internodien reduzierender Zucker zu finden und zwar auch in den die Bohrspitze bildenden Niederblättern. Ähnliche Resultate erhielt ich während der ganzen Vegetationszeit. So wiesen junge Sprosse von *Cynodon dactylon* in den 1–10 Internodien keine Stärke auf. Alle zu erwartenden Reservestoffe fehlten hier gänzlich. Wird reduzierender Zucker in sonst reservestofffreien Gewebekomplexen angetroffen, so beschränkt sich sein Vorkommen hauptsächlich auf die Siebteile. Einzelne, selten auftretende Kupferoxydalkörner sind jedenfalls meist auf Verschleppung bei der Herstellung der Präparate zurückzuführen. Gegen die Spitze hin werden sowohl die Struktur als auch die Reservestoffe andere. Die zentrale Lufthöhle verkleinert sich von Internodium zu Internodium, nachdem schon etwaige Rindenhöhlungen verschwunden sind. Dieselben scheinen weiter oben schon vorgebildet, aber die Zellen sind ganz andere wie ihre Umgebung; sie zeigen sehr starke Anflagerungen von Hemizellulosen. Dieselben nehmen gegen den Vegetationskegel hin immer mehr überhand, um zuletzt alle Zellen zu ergreifen mit Ausnahme der Bündelendigungen. Die gleiche Erscheinung wurde auch für *Cynodon* und *Andropogon Halepensis* konstatiert.

Die Befunde lassen sich mit den schönen Resultaten, die A. Fischer (12, p. 73) über die Reservespeicherung der Bäume erhalten hat, vergleichen.

Die genaue Lokalisation der Reserven auf bestimmte Elemente (Gefäße, Siebröhren) kann aus technischen Gründen nicht immer leicht festgestellt werden, da die Reserven, wenn in großer Menge vorhanden, beim Anfertigen der Schnitte leicht disloziert werden können. Von Fett- und Störkegräsern zu sprechen, ist wegen dem wenigen untersuchten Material nicht angängig. Ebenso ist es für die Gräser sehr fraglich, ob die zwei winterlichen Stärkeminima vorkommen. A. Fischer (12, p. 158 ff.) macht hinsichtlich der zeitlichen Folge folgende Angaben: Regeneration der Stärke erst Ende Oktober; Verwandlung von Stärke in Fett im November; Minimum der Stärke: Dezember, Januar und Februar; Regeneration: Mitte bis Ende März; Frühjahrsmaximum Ende März bis April; es dauert bis Anfang Mai.

Bei *Cynodon* wurde Mitte November viel Stärke und reduzierender Zucker gefunden, die Regeneration der Stärke war also

noch nicht beendet, da wir ja den reduzierenden Zucker nur als Übergangsprodukt aufzufassen haben. Für diese Annahme spricht mir sein gänzlich Fehlen im März. Zu erwähnen ist noch, daß im Monat November 1912, in dem das Material gesammelt wurde, trübe und nasse Witterung herrschte, nach einer Schönwetterperiode im Oktober. Hinsichtlich der frühjährlichen Speicherentleerung stimmen meine Befunde mit Fischers (12, p. 105 ff.) Angaben überein, als bei *Cynodon* eine natürliche Verspätung wegen dem späteren Austreiben des Grases vorliegt.

Für *Cynodon*, das ich nur allein verfolgte, scheint ein winterliches Minimum zu fehlen. Eine Umwandlung in Fett findet in kleinem Maße statt, es handelt sich aber hier um eine ausgesprochene Stärke- und sicher nicht um eine Fettpflanze. Bei plasmolytischen Untersuchungen in den Monaten Dezember, Januar und Februar habe ich bei allen untersuchten Stärkegräsern (10) immer reichliche Stärkeansammlungen vorgefunden. Es betrifft dies folgende Arten: *Oryza clandestina*, *Panicum virgatum*, *Gymnothrice latifolium*, *Pennisetum rillosum*, *Andropogon Halepensis*, *Cynodon dactylon*, *Arundo phragmites*, *Glyzeria aquatica*, *Brachypodium pinnatum*, *Phyllostachys nigra*. Die anderen Stärkegräser meines Materials konnte ich, da es sich nur um Herbarpflanzen handelte, auf diesen Punkt nicht untersuchen.

Ganz anders verhalten sich auch die Knospen der Stärkegräser von denen der Bäume. Fischer (12, p. 120 ff.) unterscheidet drei Zonen: ein stärkereiches Stück hart unter dem embryonalen Gewebe, dann das sogenannte Markzwischenstück, das stärkeelos ist und als Oxalnest bezeichnet wird, und dann weiter die stärkehaltigen Zellen.

Die jüngsten Embryonalgewebe enthielten, wie schon erwähnt, bei Stärkegräsern keine Stärke, solche kam in den äußersten Niederblättern vor. Der Inhalt war hier Glykose neben viel Protein. Bei *Arundo phragmites* überwog stark die Hemizellulose, so daß von dem Zellumen fast nichts mehr übrigblieb. Weniger stark war ihr Auftreten bei *Cynodon* und *Andropogon Halepensis* als weiteren untersuchten Arten. Oxalsäurekristalle fanden sich nie in diesen Teilen; ich traf solche überhaupt nie im Rhizom.

Bei den Zuckergräsern waren die Verhältnisse anders. Zur Entscheidung der Frage wurden einige reine Zuckergräser und einige mit Hemizellulose gewählt. Bei beiden Gruppen sind schon in der Spitze die gleichen Reservestoffe zu finden, wie in den ausgewachsenen Teilen. Hemizellulosen waren bei reinen Zuckergräsern auch in den jüngsten Teilen nicht vorhanden.

Das Problem der Zucker- und Stärkespeicherung wurde schon mannigfachen Untersuchungen unterworfen. Nach Stahl (50, p. 561, 581) sind es die trügwüchsigen Pflanzen, die Zucker, stark transpirierende, die ausschließlich Stärke assimilieren. Dabei sind die saccharophilen mykorrhizenführend, die amylophilen dagegen nicht. Nach Pfeffer (33, p. 299) muß die Konzentration des Zellsaftes einfach eine bestimmte Höhe erreichen, ehe Stärke überhaupt gebildet werden kann. Schimper (40) und Winkler



(27, p. 532, 554) hingegen sind der Ansicht, daß der Unterschied Stärke- und Zuckerpflanze bedingt sei durch die wechselnde Fähigkeit, aus konzentrierten Kohlenhydratlösungen Stärke zu bilden. A. Müller (27, p. 573 u. 491) wiederum hat die Assimilationsgröße bei beiden Gruppen untersucht und ist zu dem Schlusse gekommen, daß in der Gesamtleistung eines Tages die Zuckerblätter hinter den Stärkeblättern zurückstehen, und daß die Grenze der Anhäufung von Kohlenhydraten bei den Stärkeblättern bedeutend höher liegt, als bei den Zuckerblättern. Detmer (8) hat die Stahlsche Arbeit fortgesetzt und erweitert. Die Stärkespeicherung ist nach ihm teils der Ausdruck unmittelbarer Anpassung, teils vererbte Eigenschaft. Zuckerspeicherung als Transpirationsschutz kann durch andere xerophile Anpassungen ersetzt werden. Stärkespeicherung hinwiederum ist vererbte Eigenschaft, weil ganze Familien sich durch Stärkespeicherung auszeichnen.

Über Mykorrhizenbildung bei Gräsern finden sich in der Zusammenfassung von Volkart (55, p. 43) sehr wenig Angaben. Von den fünf Gräsern, die für uns in Betracht kommen: *Sesleria coerulea*, *Brachypodium pinnatum*, *Trisetum spicatum*, *Acrea caespitosa*, *Agrostis canina* sind die beiden ersten Stärkegräser, die drei übrigen speichern Zucker und Hemizellulose.

Auch die Detmerschen Angaben (8) über vererbte Eigenschaften oder direkte Anpassung lassen sich, wenn man die Gräser in Betracht zieht, nicht beweisen. Ich habe in der Zusammenstellung im anatomischen Teil zeigen können, wie die Stärkegräser in fast allen Triben Vertreter aufweisen, wie aber hinsichtlich Hemizellulosen und systematischer Einheit gewisse Zusammenhänge bestehen. Zuckergräser hingegen kommen in allen Triben vor. Interessante Beziehungen zwischen N-haltigen Stoffen und System hat neuerdings Stieger (52, p. 24 und 44) nachzuweisen versucht; weitere Untersuchungen ganzer Familien müssen hier die definitiven Lösungen bringen.

Zwischen Standort und Reservestoff bestehen gewisse Relationen. Um Wiederholungen zu vermeiden, verweise ich auf meinen Standortskatalog.

Was zunächst die Stärke anbetrifft, so ist dieser Stoff besonders Hygrophyten und Xerophyten eigen. Mit Volkart (55, p. 17) bin ich der Meinung, daß diese Erscheinung zum Teil mit dem Austreiben im Frühjahr in Zusammenhang zu bringen ist, indem die Vertreter beider Gruppen im Frühjahr spät austreiben, also ein rasches Löslichmachen der Reservestoffe unnötig ist. Daß die Hygrophyten Stärke speichern, ein Stoff, der doch osmotisch sehr schwach wirksam ist, ist leicht begreiflich, indem doch Wassergräser auf sehr einfache Weise ihr Nährstoffbedürfnis befriedigen können, anders aber die Xerophyten. Wir finden Stärkegräser auf trockenem Sande, auf Felsen, trockenen Magermatten und in den Savannen. Sie fehlen unseren gewöhnlichen Wiesen und den Wäldern. Hier sollte man gemeinhin annehmen, daß Pflanzen trockener Standorte durch Erhöhung ihres osmotischen Drucks sich gegen zu starke Transpirationsverluste zu schützen trachten, und wir haben vielfach das

Gegenteil. Ausreichende Gründe hierfür anzugeben, ist vorderhand unmöglich. Daß das Hautgewebe hier einigermaßen Vorkehrungen trifft, wurde bereits erwähnt, ebenso daß das Grundgewebe stärker verdickt ist und daß das mechanische Gewebe hier etwas ausgleicht. Auch sind die osmotischen Drucke bei xerophilen Stärkegräsern etwas höher als bei hygrophilen.

Die Hemizellulosespeicherung wird von Volkart (55, p. 17) gleich wie die Stärkespeicherung aufgefaßt (spätes Austreiben etc.), was ich aber bezweifle. Ich habe etwa 30 Arten nach dem strengen Winter 1913/14 auf ihr Austreiben im Frühjahr hin beobachtet. Sämtliche Pflanzen standen im gleichen Beet nebeneinander und lebten also unter den nämlichen Bedingungen. Die Reihenfolge des Austreibens war folgende: *Hierochloë odorata*, *Holcus mollis*, *Poa Cenisia*, *P. compressa*, *Phalaris arundinacea*, *Triticum repens majus*, *Agrostis alba*, *Trisetum flavescens*. *Poa Cenisia* ist eventuell noch auszuschalten, da bekanntlich alle Alpenpflanzen, in die Ebene versetzt, bei der geringsten Wärme auszutreiben beginnen. Alle anderen Arten sind aber Hemizellulosegräser neben ihrer Zuckerspeicherung mit Ausnahme von *Triticum repens majus*. Bei den Stärkegräsern erfolgt das Austreiben erst bedeutend später.

Die Bedeutung der gelösten Kohlenhydrate besteht in der Möglichkeit der sofortigen Wiederaufnahme des Wachstums in frostfreien Wintertagen und namentlich in einer raschen Entwicklung im Frühjahr.

Das Vorkommen der Hemizellulosen ist noch weniger auf Arten bestimmter Standorte lokalisiert wie die Stärke. Zuerst wären die Stärkegräser zu wiederholen, die immer hemizelluloseführend angetroffen wurden; sodann tritt sie in Verbindung mit gelösten Kohlenhydraten auf und ist hier nicht auf bestimmte Gruppen beschränkt.

Ähnliches ließe sich beim Zucker sagen. Sein Vorkommen ist besonders bei Wiesen-, Wald- und Felsengräsern ein dominierendes; ebenso führten die Xerophyten vereinzelt gelöste Kohlenhydrate; sodann aber in ganz verschwindender Zahl die Hygrophphyten. Zu denken wäre bei *Phalaris* und *Catabrosa*, daß diesen beiden als wasserbedürftigen Arten, die aber der Anstrocknung ausgesetzt sind, durch Zuckerspeicherung, also durch Erschwerung der Transpirationsverhältnisse, ein Äquivalent gegeben sei. Gegen zu frühes Austreiben sind beide geschützt durch die an und für sich niedere Temperatur und langsame Erwärmung der wasserreichen Böden im Frühjahr. Daß bei Xerophyten sehr viele Zuckergräser vorkommen und die Stärkegräser sich in der Minderheit befinden, ist aus den herrschenden Verhältnissen sehr wohl begreiflich. Das Gleiche gilt für die Felsengräser und z. T. auch für die Arten der Wiesenbewohner.

Vor allem wäre hier eine Untersuchung der osmotischen Verhältnisse aller Pflanzen wichtig, die einem bestimmten Wiesentypus angehören, z. B. Burstwiese, Fromentalwiese, so könnte man wahr-

nehmen, ob die Standortsverhältnisse sich so ohne weiteres in den osmotischen Drucken widerspiegeln, wie es die Untersuchungen von Fitting (14, p. 209 ff.) und Seun (46, p. 179 – 183) erscheinen lassen.

Bei Stärkegräsern sind als letzter Punkt die Mark- und Rindenzellen mehr isodiametrisch, währenddem sie bei Zuckergräsern immer viel gestreckter sind. Ein Zusammenhang mit dem gespeicherten Reservestoff muß auch hier bestehen. Zu denken wäre, daß die Transpirationsgröße bei Stärkegräsern durch Einschaltung einer größeren Anzahl von Querwänden etwas herabgesetzt werden solle; bei den Zuckergräsern hinwiederum sind weniger zahlreiche Querwände, um die nötigen osmotischen Drucke wirksamer zu gestalten. Auf eine weitere Beziehung zum mechanischen System wurde bereits dort hingewiesen.

#### f. Das Durchlüftungsgewebe.

Schwendener (43, p. 128) hat für die Charakterisierung der Rhizomstruktur nach Standorten auch teilweise die Strukturen der Rinde und ihre Durchlüftungswege benützt. In den vorhergehenden Kapiteln habe ich auch zu zeigen versucht, wie die Ausbildung des mechanischen Gewebes und auch der Endodermis stark von der Beschaffenheit der Durchlüftungsräume abhängig ist.

Das Wasserleben bedingt im allgemeinen die Ausbildung von Luftgängen schon von sich aus, da stark wasserhaltiger Boden luftarm ist, und diese daher von oben durch die Spaltöffnungen der oberirdischen Teile beschafft werden muß. Wir treffen somit aus logischen Gründen bei den hygrophilen Gräsern keine Spaltöffnungen am Rhizom. Als Ausnahme fand ich hier *Arundo phragmites*, doch sind hier die Stomata meist verkümmert; die Pflanze stammte übrigens aus Sandboden, der nur zeitweise unter Wasser steht. Bei Pflanzen, die temporär von Wasser überflutet werden, tritt dann einfach eine Verkümmern ein. Eine zentrale Lufthöhle ist immer vorhanden, die hier jedenfalls sich nicht nur aus Materialersparnis gebildet hat; sondern in erster Linie der leichteren Luftkommunikation dient. Xerophile Gräser ins Wasserbassin versetzt, ändern auch in dieser Richtung ihre Struktur: in der Rinde bilden sich viele Luftgänge und auch die Interzellularen nahmen an Größe zu.

Entsprechend der erschwerten Luftbeschaffung der Wasserpflanzen ist nach Freiberg (16) auch die Atmungsgröße dieser Gruppe entsprechend kleiner.

#### g. Die osmotischen Verhältnisse.

##### a. Osmotischer Druck und Reservestoff.

Um die osmotischen Verhältnisse der beiden Gruppen kennen zu lernen, wurden einige orientierende Versuche mittelst der plas-

molytischen Methode mit Kalisalpeterlösung ausgeführt. Es wurden Längs- und Querschnitte von den betreffenden Rhizomen angefertigt und die Schnitte in die entsprechenden Salpeterlösungen gebracht, um im Verlauf von zwei Tagen mehrere Male beobachtet zu werden. Die Resultate, die ich unter gewissem Vorbehalt anführe, zeigen, wie der Zucker und die Stärkegräser, wie nicht anders zu erwarten war, ziemliche Differenzen aufweisen. Der Hemizellulosegehalt scheint ohne Bedeutung zu sein, indem zwischen reinen und hemizelluloseführenden Zuckergräsern keine scharfe Grenze besteht, sondern es kommen allerhand Übergänge vor. Die Gräser gruppiere ich nach ihren N-freien Reservestoffen.

Name	Dezember	März
a. Stärkegräser.	Atm.	Atm.
<i>Oryza clandestina</i>	9	13
<i>Cynodon dactylon</i>	20	26
<i>Pennisetum rillosum</i>	18.6	20
<i>Gymnothrix latifolium</i>		22.3
<i>Andropogon Halepensis</i>	15	17
<i>Arundo phragmites</i>	19	19
<i>Glyceria aquatica</i>	17	17
<i>Brachypodium pinnatum</i>	17	18.6
<i>Stipa calamagrostis</i>		26
<i>Phyllostachys nigra</i>		22
<i>Panicum virgatum</i>		26
b. Zucker- + Hemicellulose-Gräser.		
<i>Phalaris arundinacea</i>	26	33
<i>Hierochloë odorata</i>	35	37
<i>Holcus mollis</i>	37	35
<i>Agrostis alba</i>		30
<i>Poa Cenisia</i>	37	
<i>Poa compressa</i>	30	32
c. Zuckergräser.		
<i>Bromus inermis</i>	40	
<i>Calamagrostis pseudophragmites</i>		35
<i>Calamagrostis calamagrostis</i>		40
<i>Bromus erectus</i>		40
<i>Triticum repens majus</i>		33
<i>Triticum repens glaucum</i>		33

### β. Osmotischer Druck und Boden.

Vergleichende Untersuchungen über das Verhalten des osmotischen Druckes der gleichen Pflanze in verschiedenen Böden unter sonst gleichen Kulturbedingungen wurden bisher noch nicht ausgeführt. Die einfache theoretische Überlegung, daß in den ver-



schiedenen Böden die Wasserkapazität eine andere ist, daß die Pflanze z. B. im Humus- und Sandboden verschiedene Mühe hat, sich das nötige Wasser zu verschaffen, ließen die Wünschbarkeit einer solchen Untersuchung zutage treten. Senns Messungen (46, p. 179—183) mit Algen von Felsen und von Kulturen auf künstlichen Nährböden boten zu große Bedingungs differenzen, als daß die Sache für gewöhnliche Böden als meßbar sicher war.

Die Versuchspflanzen im Adlisberg wurden auch auf diese Frage hin geprüft.

Die erhaltenen Werte wurden so reduziert, daß bei jeder Art der als geringster erhaltene Wert = 1 gesetzt und die Zahlen der anderen Böden auf diesen umgerechnet wurden. Die Untersuchungen wurden anfangs Oktober 1914 ausgeführt.

	Humus	Ton	Sand	Jurakalk
<i>Phalaris arundinacea</i>	1	1.27	1.33	1.38
<i>Cynodon dactylon</i>	1	—	1.17	1.09
<i>Hierochloë odorata</i>	1	—	1.15	—
<i>Glyxeria aquatica</i>	1	—	1.28	—

Der Sinn dieser erhaltenen Werte ist aber auch umgekehrt proportional den bei der Langzellmessung erhaltenen Zahlen, indem niedrigen osmotischen Drucken große Langzellwerte entsprechen u. u. (cf. p. 41 ff.) Die dort ausgesprochene Hypothese von bestehenden Relationen zwischen Transpirationsschutz, Kurzzellhäufigkeit, Langzelllänge, Wellung und osmotischem Druck ist mir so bedeutend besser gewährleistet. (Für *Glyxeria aquatica* ergaben die Langzellmessungen im Sand 203.22  $\mu$ , im Humus 188.59  $\mu$ . Ebenso hatten *Panicum virgatum* und *Cynodon dactylon* im Wasserbassin bedeutend größere Langzellen, als bei Kulturen auf natürlichem Terrain)

Die erhaltenen Zahlen entsprechen ganz den theoretischen Forderungen. Ein Vergleich mit den Messungsangaben im vorherigen Abschnitte ermöglicht es leicht, sich ein Bild zu machen von dem Vorkommen der Spannungsdifferenzen in den verschiedenen Böden.

Im Sommer 1915 wurden die Versuche wiederholt. *Cynodon dactylon*, *Glyxeria* und *Hierochloë* waren eingegangen; konnten also nicht mehr untersucht werden. Dafür stand wieder *Triticum repens* zur Verfügung, dessen Resultate von 1914 wegen einem Versehen nicht verwertbar waren.

Von beiden Seiten wurden innerhalb zehn Tagen vier Reihen untersucht. Die Resultate sind die folgenden:

Art	Boden	Anzahl der Grammoleküle in Liter (KNO <sub>3</sub> )						Datum
		0.8	0.9	1	1.1	1.3	1.5	
<i>Triticum repens</i>	Humus	—	—	+	+	+	+	19. VII.
		—	—	+	+	+	+	20. VII.
		—	+	+	+	+	+	23. VII.
		—	+	+	+	+	+	25. VII.
	Ton	—	—	—	+	+	+	19. VII.
		—	—	+	+	+	+	20. VII.
		—	—	+	+	+	+	23. VII.
		—	—	+	+	+	+	25. VII.
	Sand	—	—	—	—	+	+	19. VII.
		—	—	—	—	—	+	20. VII.
		—	—	—	—	+	+	23. VII.
		—	—	—	—	—	+	25. VII.
	Jurakalk	—	—	—	—	—	+	19. VII.
		—	—	—	—	—	+	20. VII.
		—	—	—	—	+	+	23. VII.
		—	—	—	—	+	+	25. VII.

? = Die Zahl der + und — plasmolysierten Zellen war ungefähr gleich.

Art	Boden	Anzahl der Grammoleküle in Liter (KNO <sub>3</sub> )						Datum
		0.5	0.6	0.7	0.8	0.9	1.0	
<i>Phalaris arundinacea</i>	Humus	—	—	+	+	+	+	19. VII.
		+	+	+	+	+	+	20. VII.
		—	+	+	+	+	+	23. VII.
		—	—	+	+	+	+	25. VII.
	Ton	—	—	—	+	+	+	19. VII.
		—	—	—	+	+	+	20. VII.
		—	—	+	+	+	+	23. VII.
		—	—	+	+	+	+	25. VII.
	Jurakalk	—	—	—	—	+	+	19. VII.
		—	—	—	+	+	+	20. VII.
		—	—	—	—	+	+	23. VII.
		—	—	—	+	+	+	25. VII.
	Sand	—	—	—	—	—	+	19. VII.
		—	—	—	+	+	+	20. VII.
		—	—	—	+	+	+	23. VII.
		—	—	—	+	+	+	25. VII.

Setzt man wie in der vorhergehenden Tabelle den niedrigsten Wert = 1, so erhält man die folgenden Relativzahlen:

Art	Boden			
	Humus	Ton	Jurakalk	Sand
<i>Triticum repens</i>	1	1.1	1.5	1.3—1.5
	1	1	1.5	1.5
	1	1.1	1.44	1.3—1.5
	1	1.1	1.44	1.66
<i>Phalaris arundinacea</i>	1	1.1—1.29	1.3—1.4	1.4
	1	1.3—1.6	1.3—1.6	1.6—1.5
	1	1.1—1.3	1.5	1.3
	1	1—1.1	1.14	1.1—1.3

## 5. Zusammenfassung der Hauptresultate.

1. Die Epidermiszellen im Gräserrhizom, im Querschnitt betrachtet, können in vier Typen unterschieden werden, deren Bedeutung aber nicht bekannt ist.

2. Die Differenzierung der Epidermiszellen ist eine ähnlich große wie im Blatte; es fehlen aber die Winkelhaare, Querzellen, bastförmige Zellen und reine Kurzzellreihen. Neu dazu kommen die Knötchen- oder Kegelzellen. Typisch für das Rhizom ist die reichliche Ausbildung der Korkzellen, die relative Armut an Kurzzellen und ihre relativ einfache Ausbildung.

3. Die Kutikula ist immer vorhanden.

4. Die Trichome sind spärlich, jedenfalls meist nur rudimentäre Organe (selten Schuborgane).

5. Die Ausbildung des mechanischen Systems läßt die Einwirkung von Druck- und Zugkräften erkennen; doch spielen ernährungsphysiologische Momente für die Struktur die ausschlaggebende Rolle.

6. Die untersuchten Arten lassen sich nach ihrem anatomischen Bau gruppieren. Die erhaltenen Gruppen haben nicht nur das gleiche anatomische Bild, sondern besitzen auch die gleichen Reservestoffe (Ausnahme: Gattung *Brachypodium* und *Alopecurus bulbosus*).

7. Die Gefäßbündel der Rhizome sind von denen des Halms nicht sehr verschieden. Das Phloëm läßt sich nach seiner Ausbildung in vier Typen unterscheiden.

8. Bei der Verkleinerung der Bündel gegen die Peripherie hin ist die Reduktionsweise eine sehr variable.

9. Die Endodermis wird von O- und U-Zellen gebildet. Die nach außen angrenzenden Rindenzellen sind selten verdickt; nach innen ist meist ein Bastring vorhanden.

10. Der Verkehr zwischen Leitbündelsystem und Rinde wird in den Knoten vollzogen. Selten findet eine Unterbrechung des Bastringes innerhalb der Endodermis sowie der Schutzscheide selbst statt.

11. Die festen N-haltigen Reservestoffe sind selten anzutreffen, die Kohlenhydrate überwiegen weit (Saccharide, Öle, Fette). Stärke ist relativ selten. Meist treffen wir die gelösten Polysaccharide Graminin, Phleïn, Triticin. Die bis jetzt selten gefundenen Hemicellulosen haben in den Gräserrhizomen große Bedeutung. Sie kommen in allen untersuchten Stärkegräsern und bei vielen Zuckergräsern vor.

12. Das Grundgewebe der Stärkegräser ist mehr isodiametrisch, das der Zuckergräser langgestreckt und dünnwandig.

13. Der stomatare Gaswechsel tritt zurück gegenüber dem kutikularen.

14. Als Durchlüftungsgewebe dienen Interzellularen und Lufthöhlen im Mark und der Rinde. Das Vorkommen von funktionierenden Spaltöffnungen ist ziemlich verbreitet.

15. Die zentrale Markhöhle und die Rindenhöhlen bei Stärkegräsern entstehen sekundär und lysigen durch Auflösen von Hemicellulosen. Die Rindenhöhlen der Zuckergräser sind schizogenen Ursprungs, ebenso die zentralen Markhöhlen.

16. Die Bedeutung der Kieselkurzzellen ist nicht ganz geklärt.

17. Zwischen Langzellenlänge und Boden besteht eine Relation. Die mesophytischen Gräser haben im Humus die längsten, im Sand die kürzesten Langzellen. Bei Xerophyten sind im Sand die längsten Zellen vorhanden.

18. Zwischen Transpirationsschutz, Kurzzellhäufigkeit, Langzelllänge, Wellung und osmotischem Druck besteht ein deutlicher Zusammenhang. Hygrophyten. Wald- und andere Gräser feuchter Standorte haben wenig Kurzzellen und gerade ungewellte Langzellen. Haben sie größere Schwierigkeit, Wasser zu erhalten, so hilft ihnen ihre Eigenschaft als reines Zuckergras darüber hinweg. Sind sie Hygrophyten, so speichern sie die osmotisch wenig wirk-same Stärke. Umgekehrt die xerophilen Gräser: hier Kurzzell-reichtum, stark gewellte Langzellen, stark osmotisch wirkende Reservestoffe. Ein Hilfsmittel kann oft die anderen ersetzen.

19. Reservestoff und anatomische Struktur bedingen einander. Die aufgestellten Typen I—VII und XVIII sind Stärkegräser, die



Typen VIII—XVII Zuckergräser. Die Hemizellulosen vermögen das anatomische Bild wenig zu verändern.

20. Verschiedene Bodenarten können das anatomische Bild wenig beeinflussen, dazu müssen schon stärkere Faktoren wirken, wie sich bewegender Felsschutt etc.

21. Die Durchmesser der Siebröhren und die Größe der Pflanze stehen in direktem Zusammenhang.

22. Stärkegräser haben regelmäßige Bündel, die auch bei der Verkleinerung sich wenig verändern.

23. Zuckergräser besitzen fast immer wohlentwickelte Scheiden (Ausnahme *Catabrosa*); bei Stärkegräsern schwankt ihre Ausbildung je nach ihrem biologischen Verhalten.

24. Der Beginn der Vegetation ist im Jahre sehr früh (Februar-März). Die Entleerung der Speicherorgane ist keine vollständige; schon im Juni und Juli wird ein Ansteigen der Reservemengen beobachtet. Der vorhandene reduzierende Zucker ist nicht Fruktose, wie vielfach angegeben (Reduktion von Kupfertartrat und Natronlauge erst nach Erwärmung). Das Verhalten der Gräser während der Vegetationsruhe ist ein anderes wie der Laubbäume.

25. Die Speicherung der Reservestoffe trifft man nur in älteren Rhizomteilen bei Stärkegräsern. Hier finden sich andere Formen von Reserve, wenigstens gar keine Stärke, dafür viele Proteine und Hemizellulosen.

26. Die Gräser sind Stärke- und keine Fettpflanzen im Sinne A. Fischers.

27. Stärke findet sich besonders bei Hygrophyten und Xerophyten (spätes Austreiben und nur langsames Löslichwerden der Reserven). Die Zuckergräser kommen in allen biologischen Gruppen vor (schnelles Austreiben, schnelles Löslichwerden der Reserven). Hemizellulosen treffen wir bei Stärke- und vielen anderen Gräsern an.

28. Zwischen isodiametrischem Grundgewebe und Transpirationsverminderung (Einschalten von Querwänden) bei Stärkegräsern und prosenchymatischen Zellen bei Zuckergräsern mit hohem osmotischem Druck bestehen wahrscheinliche Beziehungen.

29. Der osmotische Druck bei Stärkegräsern schwankt zwischen 9 und 26 Atm., derjenige von Zuckergräsern zwischen 26—40 Atm. Die hemizellulosehaltigen Zuckergräser unterscheiden sich nicht von den reinen Zuckergräsern.

30. Die verschiedene Wasserkapazität des Bodens macht sich auch im osmotischen Druck geltend. Humus verlangt bedeutend niederen Druck als Ton, Sand oder gar der zähe Jurakalk.

## 6. Literaturverzeichnis.

1. Ambronn, H., Über Poren in den Außenwänden der Epidermiszellen. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XIV. 1882.)
2. Amelung, E., Über mittlere Zellgrößen. (Flora. Bd. LVII. 1892.)
3. Ascherson u. Gräbner, Synopsis der mitteleuropäischen Flora. Bd. II. Abt. I. 1898—1902.
4. Blackmann, F., Experimental researches on vegetable assimilation and respiration. I and II. (Philosoph. Transact. Roy. Soc. of London. Vol. CLXXXVI. 1895.)
5. Blau, J., Vergleichend-anatomische Untersuchungen an schweizerischen Juncus-Arten. [Diss.] Zürich 1904.
6. Brockmann-Jerosch, Die Trichome der Blattscheiden bei Gräsern. (Ber. Deutsch. Bot. Ges. Bd. XXXI. 1913.)
7. Czapek, Biochemie der Pflanzen. Bd. II. 1905.
8. Detmer, Botanische und landwirtschaftliche Studien auf Java. 1907.
9. Douliot, H., Recherches sur la croissance terminale de la tige des phanérogames. (Ann. d. Scienc. natur. Botan. Sér. VII. T. XI. 1890.)
10. Duval-Jouve, Sur une forme de cellules épidermiques qui paraissent propres aux Cyperacées. (Acad. d. Scienc. et Lettres de Montpellier. T. VIII.)
11. Eckstrand, A. G., u. Johannsen, C. F., Zur Kenntnis der Kohlenhydrate. (Ber. D. Chem. Ges. XX. 1884 u. XXI. 1888.)
12. Fischer, A., Beiträge zur Physiologie der Holzgewächse. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XII. 1889.)
13. Fischer, H., Über Inulin, sein Verhalten innerhalb und außerhalb der Pflanze. (Cohns Beitr. z. Biol. d. Pflanz. Bd. VIII. 1898.)
14. Fitting, H., Die Wasserversorgung und die osmotischen Druckverhältnisse der Wüstenpflanzen. (Zeitschr. f. Bot. Bd. III. 1911.)
15. Flückiger u. Tschirch, Grundlagen der Pharmakognosie. 1885.
16. Freiberg, E., Über die Atmungsgröße der Sumpf- und Wasserpflanzen. (Ber. v. A. Meyer, Landw. Versuchsstat. 1879.)
17. Grob, A., Beiträge zur Anatomie der Epidermis der Gramineenblätter. (Bibl. bot. H. 46. 1896.)
18. Güntz, Untersuchungen über die anatomische Struktur der Gramineenblätter und ihr Verhalten zu Standort und Klima. Mit dem Versuch einer auf dieselben gegründeten Gruppierung der Gramineen. [Diss.] Leipzig 1886.
19. Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie. 4. Aufl. 1909.
20. Heikertinger, Über die beschränkte Wirksamkeit der natürlichen Schutzmittel der Pflanzen gegen Tiere. (Biol. Centralbl. XXIV. 1913. H. 2.)
21. Hohnfeld, R., Über das Vorkommen und die Verteilung der Spaltöffnungen an unterirdischen Pflanzenteilen. [Diss.] Königsberg 1880.
22. Johannsen, J. F., Om gräsens quäufverfria reservnärings ämnen, särskildt de inulinartade Kolhydraten. (K. Svensk. Vet. Akad. Handl. Bd. XXIII. 1888/89.)
23. Kroemer, Wurzelhaut, Hypodermis und Endodermis. (Bibl. botan. H. 59. 1903.)
24. Laux, E., Beiträge zur Kenntnis der Leitbündel im Rhizom monokotyler Pflanzen. [Diss.] Berlin 1887.

25. Lecomte, Contribution à l'étude du liber des Angiospermes. (Ann. sc. nat. Bot. Sér. VII. T. X.)
26. Meyer, A., Drogenkunde. Bd. II. 1892.
27. Müller, A., Assimilationsgröße bei Zucker- und Stärkeblättern. (Jahrb. f. wiss. Bot. XL. 1911.)
28. Müller, H., Über den Graswurzelsucker und das Triticin, ein neues Kohlenhydrat in der Wurzel von *Triticum repens*. (Arch. f. Pharm. LII. 1873.)
29. Nägeli, Beiträge zur näheren Kenntnis der Stärkegruppe. 1874.
30. Neger, Eine abgekürzte Jodprobe. (Ber. Deutsch. Bot. Ges. Bd. XXX. 1912.)
31. — Biologie der Pflanzen. 1913.
32. Ortmann, Beiträge zur Kenntnis unterirdischer Stengelgebilde. [Diss.] Jena 1886.
33. Pfeffer, Pflanzenphysiologie. 2. Aufl. 1897.
34. Pfitzer, E., Beiträge zur Kenntnis der Hautgewebe der Pflanzen. (Jahrb. f. wiss. Bot. VII u. VIII. 1875–1876.)
35. Puriewitsch, R., Physiologische Untersuchungen über die Entleerung der Reservestoffbehälter. (Jahrb. f. wiss. Bot. XXXI. 1898.)
36. Raunkiaer, De Danske Blomster planters Naturhistorie. 1895–99.
37. Rothert, Vergleichend-anatomische Untersuchungen über die Differenzen im primären und sekundären Bau der Stengel und Rhizome krautiger Pflanzen. [Diss.] Dorpat 1885.
38. Russow, E., Betrachtungen über die Grundgewebe und die Leitbündel aus vergleichend-morphologischem und phylogenetischem Standpunkt. (Jubiläumsschr. d. kgl. Univ. Dorpat. 1875.)
39. Sachs, J., Über einige Beziehungen der speziellen Größe der Pflanze und ihrer Organisation. (Flora. 1893.)
40. Schimper, Über Bildung und Wanderung der Kohlenhydrate in den Blättern. (Botan. Zeitg. 1881.)
41. Schinz u. Keller, Flora der Schweiz. 3. Aufl. T. I. 1908.
42. Schulze, E., Über die zur Gruppe der stickstofffreien Extraktstoffe gehörenden Pflanzenbestandteile. (Journ. f. Landwirtsch. 1904. Sep.-Abdr.)
43. Schwendener, Das mechanische Princip im Bau der Monokotylen. 1874.
44. — Die Schutzscheiden und ihre Verstärkungen. (Abhlg. kgl. Akad. d. Wiss. z. Berlin. 1882.)
45. — Die Spaltöffnungen der Cyperaceen und Gramineen. (Sitzungsber. d. kgl. preuß. Akad. d. Wiss. z. Berlin. XXII. 1890.)
46. Senn, O., Der osmotische Druck einiger Epiphyten und Parasiten. (Verhdlg. d. naturf. Ges. in Basel. Bd. XXIV. 1913.)
47. Sierp, E., Über die Beziehungen zwischen Individuum, Organ- u. Zellgröße mit besonderer Berücksichtigung des erblichen Zwergwuchses. (Jahrb. f. wiss. Bot. LIII. 1914.)
48. Sorauer, Über die Spaltöffnungen der Liliaceen. (Karstens botan. Untersuchungen.)
49. Stahl, E., Einige Versuche über Transpiration und Assimilation. (Bot. Ztg. 1894.)
50. — Der Sinn der Mykorrhizenbildung. (Jahrb. f. wiss. Bot. XXXIV. 1900.)
51. — Pflanzen und Schnecken. (Jenaer Zeitschr. f. Naturwiss. 1888.)
52. Stieger, Untersuchung über die Verbreitung des Asparagins, des Glutamins, des Arginins, des Allantoins und der Hemicellulosen. [Diss.] Zürich 1913.
53. Strasburger, E., Bau und Verrichtung der Leitungsbahnen. 1881.

54. Tunmann, Pflanzenmikrochemie. 1913.

55. Volkart, A., Gramina in: Kirchner, Loeb und Schröter, Lebensgeschichte der Blütenpflanzen von Mitteleuropa. 1908.

56. Wehmer, Die Pflanzenstoffe. 1911.

57. Westermaier, Über Bau und Funktion des pflanzlichen Hautgewebes. (Jahrb. f. wiss. Bot. IV. 1883.)

58. Winkler, H., Untersuchungen über die Stärkebildung in den verschiedenen Chromatophoren. (Jahrb. f. wiss. Bot. XXII. 1889.)

59. Klein, L., Referat über Douliot 9. (Bot. Centralbl. XLVII. 1890.)

## 7. Figurenerklärung.

- Fig. 1. Epidermisquerschnitt von *Festuca pulchella* (480)<sup>1)</sup>.  
 Fig. 2. Epidermisquerschnitt von *Phalaris arundinacea* (480).  
 Fig. 3. Epidermisquerschnitt von *Poa nemoralis* (480).  
 Fig. 4. Epidermisquerschnitt von *Cynodon dactylon* (480).  
 Fig. 5. Epidermisquerschnitt von *Calamagrostis epigeios* (480).  
 Fig. 6. Epidermisquerschnitt von *Paspalum plicatum* (480).  
 Fig. 7. Epidermisstück von *Andropogon Halepensis* (480).  
 Fig. 8. Epidermisstück von *Phalaris arundinacea* (480).  
 Fig. 9. Langzelle von *Holcus mollis* (480).  
 Fig. 10. Langzelle von *Arundo phragmites* (480).  
 Fig. 11. Langzelle von *Calamagrostis epigeios* (480).  
 Fig. 12. Langzelle von *Hierochloë odorata* (480).  
 Fig. 13. Langzelle von *Calamagrostis arenaria* (480).  
 Fig. 14. Langzelle von *Poa nemoralis* (480).  
 Fig. 15. Langzelle von *Avena filifolia* (480).  
 Fig. 16—23. Korkkurzzellen von *Andropogon Halepensis* (480).  
 Fig. 24—25. do. von *Poa compressa* (480).  
 Fig. 26—29. do. von *Lygeum spartum* (480).  
 Fig. 30—31. do. von *Poa pratensis* (480).  
 Fig. 32—33. do. von *Calamagrostis neglecta* (480).  
 Fig. 34. do. von *Panicum virgatum* (480).  
 Fig. 35. do. von *Glyceria plicata* (480).  
 Fig. 36. do. von *Paspalum plicatum* (480).  
 Fig. 37—38. Kieselkurzzellen von *Brachypodium ramosum* (480).  
 Fig. 39—41. do. von *Oryza clandestina* (480).  
 Fig. 42. do. von *Glyceria aquatica* (480).  
 Fig. 43. do. von *Stipa calamagrostis* (480).  
 Fig. 44. do. von *Poa pratensis* (480).  
 Fig. 45—46. do. von *Luxiola peruviana* (480).  
 Fig. 47. do. von *Calamagrostis neglecta* (480).  
 Fig. 48. do. von *Trisetum flavescens* (480).  
 Fig. 49—52. do. von *Andropogon Halepensis* (480).

<sup>1)</sup> Die eingeklammerten Zahlen geben die lineare Vergrößerung an.



- Fig. 53, 53A u. 54. Kieselkurzzellen von *Paspalum plicatum* (480).  
Fig. 55. Verholzte Korkzelle von *Bromus inermis* (480).  
Fig. 56. Trichom von *Panicum undulatifolium* (480).  
Fig. 57—58. Trichom von *Milium effusum* (480).  
Fig. 59. Trichom von *Phalaris arundinacea* (480).  
Fig. 60. Trichom von *Trisetum flarescens* (480).  
Fig. 61. Rhizomquerschnitt von *Andropogon Halepensis* (480).  
Fig. 62. do. von *Alopecurus bulbosus* (22).  
Fig. 63. do. von *Oryza elandestina* (22).  
Fig. 64. do. von *Phyllostachys nigra* (22).  
Fig. 65. do. von *Gymnothrix latifolium* (22).  
Fig. 66. do. von *Glyceria aquatica* (22).  
Fig. 67. do. von *Glyceria fluitans* (22).  
Fig. 68. do. von *Glyceria fluitans* (Detailbild) (75).  
Fig. 69. do. von *Oryza hexandra* (22).  
Fig. 70. do. von *Panicum repens* (22).  
Fig. 71. do. von *Cynodon dactylon* (22).  
Fig. 72. do. von *Luziola peruviana* (22).  
Fig. 73. do. von *Poa compressa* (22).  
Fig. 74. do. von *Avena pubescens* (22).  
Fig. 75. do. von *Melica nutans* (22).  
Fig. 76. do. von *Calamagrostis calamagrostis* (22).  
Fig. 77. do. von *Bromus inermis* (22).  
Fig. 78. do. von *Holcus mollis* (22).  
Fig. 79. do. von *Cinna mexicana* (22).  
Fig. 80. do. von *Tritium junceum* (22).  
Fig. 81. do. von *Arundo phragmites* (22).  
Fig. 82. do. von *Alopecurus alpinus* (22).  
Fig. 83. do. von *Avena alpina* (25).  
Fig. 85. Ausbildung einer doppelten Scheide von *Alopecurus alpinus* (480).  
Fig. 86. Ausbildung einer doppelten Scheide bei *Avena alpina* (480).  
Fig. 87. Phloëmtypus I bei *Panicum repens* (480).  
Fig. 88. Phloëmtypus III bei *Poa compressa* (480).  
Fig. 89. Phloëmtypus II bei *Glyceria aquatica* (480).  
Fig. 90. Phloëmtypus IV bei *Phyllostachys nigra* (480).  
Fig. 91. Die beiden Gefäßbündelausbildungsarten bei *Calamagrostis epigeios* (480).  
Fig. 92. Endodermis aus O-Scheiden bei *Panicum virgatum* (720).  
Fig. 93. Endodermis aus U-Scheiden bei *Avena alpina* (720).  
Fig. 94. Endodermis mit nach innen angrenzendem Bastring; Rinde dünnwandig: *Festuca pulchella* (480).  
Fig. 95. Endodermis mit nach innen angrenzendem Bastring; Rinde auch verdickt: *Calamagrostis epigeios* (480).  
Fig. 96. Ausbildung des Phloëms bei *Arundo phragmites* vom Aareufer (480).  
Fig. 97. Ausbildung des Phloëms bei *Arundo phragmites* aus dem Bodensee (480).  
Fig. 98. Rindenausbildung bei *Trisetum distichophyllum* aus Lägerboden. (480).

- Fig. 99. Rindenausbildung bei *Trisetum distichophyllum* aus beweglichem Gerölle und Bündnerschieferschutt (480).
- Fig. 100. Rindenparenchymzelle eines hemicellulosehaltigen Zuckergrases *Poa compressa* im Q. S. (480).
- Fig. 101. Die nämliche im L. S. von *Hierochloë odorata* (480).
- Fig. 102. Rindenparenchymzelle eines Stärkegrases: *Cynodon dactylon* im Q. S. (480).
- Fig. 103. Die nämliche im L. S. von *Andropogon Halepensis* (720).
-

# Über Unterschiede im anatomischen Bau der Spaltöffnungen auf Ober- und Unterseite der Laubblätter einiger Dikotylen.

Von

G. Voss, Bonn.

Mit 164 Abbildungen im Text.

## I. Einleitung.

Neben zahlreichen Angaben über das bloße Vorkommen von Spaltöffnungen auf beiden Seiten der Laubblätter von Dikotyledonen finden sich in der Literatur auch vereinzelte, meist jedoch beiläufige Bemerkungen über Unterschiede im anatomischen Bau und in der Lagerung der Spaltöffnungen auf Blattober- und Blattunterseite.

Solche Unterschiede sind z. B. nach A. Tschirch bei *Sedum acre* und *Sempervivum tectorum* vorhanden. Eingehender befaßt sich G. Haberlandt mit den Unterschieden und deren Deutung bei *Populus pyramidalis* und *Plantago major*. Nach Haberlandt ist bei *Populus pyramidalis* bei der Mehrzahl der Spaltöffnungen auf der Blattoberseite „die äußere Atemhöhle in Form seichter Trichter ausgebildet. Auf der Unterseite ist die Einsenkung der Spaltöffnungen kaum angedeutet.“ Haberlandt schreibt weiter: „Bei *Plantago major* fand ich auf der Blattoberseite die Vorhöfe meist beträchtlich weiter als auf der Blattunterseite. Man sieht also, daß auf jener Blattseite, auf welcher erhöhte Beleuchtung und Erwärmung die Transpiration ansehnlich steigern, die entsprechenden Schutzeinrichtungen der Spaltöffnungen sich entschiedener ausprägen.“ Buck gibt an, daß bei *Primula elatior* und *Primula officinalis* „die Stomata der Blattunterseite nur durch Zusammentreten der äußeren Hörnchen“, dagegen viele Spaltöffnungen der Oberseite sich außerdem noch durch Zusammentreten der Bauchwände schließen und daß bei *Onobrychis sativa* die größeren Schließzellen der Unterseite kaum, die oberseitigen aber tiefer eingesenkt und mit „feinerer Öffnung der Mündungskanäle der Gase“ versehen sind.

Während meiner Untersuchungen über diesen Gegenstand erschienen noch im Jahre 1912 eine Arbeit von Warncke und zwei von Hryniewiecki, welche ebenfalls Angaben über Unterschiede der beiderseitigen Spaltöffnungen enthalten.

Nach Warncke sind die einander sehr ähnlichen Spaltöffnungen bei *Tussilago Farfara* oberseits „etwa um ihre halbe Höhe“ eingesenkt, auf der stärker behaarten Unterseite emporgehoben und bei *Petasites albus* die Schließzellen der weniger behaarten Oberseite „gewöhnlich etwas größer und tiefer eingesenkt“ als auf der Unterseite.

Hryniewiecki gibt, abgesehen davon, ob die Spaltöffnungen der beiden Laubblattseiten dem von ihm gefundenen Trichtertypus oder einem anderen angehören, an, daß an beiderseits Spaltöffnungen tragenden Blättern die Schließzellen unterseits bei *Bergenia crassifolia* L., *Potentilla atrosanguinea* Lodd., *Althaea rosea* Cav. etwas, bei *Heuchera pilosissima* Fisch. et May und *Irida helenium* L. stark emporgehoben sind, wogegen die Spaltöffnungen der Oberseite hier in der Epidermisebene liegen. Nur bei *Templetonia retusa* R. Br. sind die Spaltöffnungen unterseits ein wenig vertieft, oberseits dagegen in der Höhe der Epidermis gelegen. Auf der Oberseite sind nach ihm die Spaltöffnungen eingesenkt bei *Sanguisorba alpina* Bunge, *Rosa canina* L., *Lupinus luteus* L., *Anthyllis Valeraria* L., *Galega officinalis* L., *Coccyllia varia* L., *Pisum sativum* L. Bei diesen Pflanzen liegen die Schließzellen unterseits in der Epidermisebene. Oberseits eingesenkt und unterseits emporgehoben sind nach Hryniewiecki die Stomata bei *Phaseolus multiflorus* Willd., *Rheum Emodi* Wall. und *Rheum palmatum* L. Bei *Peltiphyllum peltatum* Engl. fand Hryniewiecki unterseits einen weiteren trichterförmigen Porus als oberseits und bei *Saxifraga pennsylvanica* L. oberseits einen Übergangstypus mit sehr hohem Vorhof, auf der Unterseite aber den ausgesprochenen Trichtertypus.

Ich habe mich bei meinen Untersuchungen hauptsächlich mit den anatomischen Unterschieden der Spaltöffnungen auf beiden Seiten des gleichen Laubblattes beschäftigt und versucht, den Einfluß dieser Unterschiede auf den Gasaustausch klarzustellen.

Die Zeichnungen wurden mit dem Abbeschen Zeichenapparat meist nach Handschnitten entworfen; nur in einzelnen Fällen wurden die Objekte nach dem üblichen Einbetten in Paraffin mit dem Minotschen Drehmikrotom geschnitten.

Gefärbt wurde dann mit Kongorot, seltener mit Hämatoxylin-Eosin-Nelkenöl oder Methylviolett-Lichtgrün; zur Feststellung des Kutikularverlaufes wurde in vielen Fällen außer der Behandlung mit Chlorzinkjod noch die Reaktion mit Schwefelsäure vorgenommen, da diese sichere Resultate liefert.

Für die Zahlenangaben wurde nach der von A. Weiß angegebenen Methode die Anzahl der Spaltöffnungen in 20–40 Gesichtsfeldern mit einem Zeißschen Mikroskop (Okular 2, Objektiv D. nur bei wenigen Objekten mit höherer Vergrößerung) gezählt und dann für 1 mm<sup>2</sup> berechnet.



Das Material stammt teils aus dem Universitätsgarten zu Berlin, teils aus dem Königlichen Botanischen Garten in Dahlem, zum Teil wurde es auf Exkursionen in der Umgebung Berlins gesammelt. Es wurde teils frisch, teils nach Fixierung durch absoluten Alkohol untersucht.

In terminologischer Hinsicht folge ich der von Haberlandt in seiner Physiologischen Pflanzenanatomie durchgeführten Bezeichnungsweise. Unter Porus verstehe ich im herkömmlichen Sinne die eigentliche Spalte von der Eisodial- bis zur Opisthialöffnung; er besteht demnach aus der Eisodialöffnung, dem Vorhof, der Zentralspalte, dem Hinterhof und der Opisthialöffnung.

Im folgenden sollen zunächst die von mir studierten Spaltöffnungsapparate kurz beschrieben werden.

## II. Spezielle Untersuchungen.

### Salicaceae.

#### *Salix retusa* L.

Die in den Alpen heimische Pflanze hat unbehaarte Blätter. Die Verdickungsleisten der Schließzellen sind nicht sehr stark, nur die Vorderhörnchen mächtig entwickelt. Diese stoßen auf der Blattoberseite (Fig. 1) selbst bei offener Spalte fest zusammen, lassen

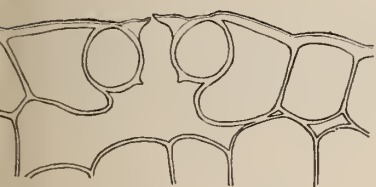


Fig. 1. Vergr. ca. 785.



Fig. 2. Vergr. ca. 785.

unterseits (Fig. 2) aber eine weite Eisodialöffnung frei. Der Porus ist auf der Oberseite höher, Hinterhof und Opisthialöffnung weiter als unterseits. Die Kutikula ließ sich mit Sicherheit nur bis zu den Vorderhörnchen verfolgen; diese sind kutinisiert.

Oberseits treten auf 1 mm<sup>2</sup> 78, unterseits 134 Spaltöffnungen auf; es besteht also das Verhältnis 1:1,7.

Bei *Salix repens* L. und *Populus alba* L. fand ich oberseits keine Stomata.

### Betulaceae.

#### *Carpinus Betulus* L.

Auf der Oberseite (Fig. 3) der unbehaarten Blätter sind die Spaltöffnungen etwas eingesenkt und haben einen höheren Porus als unterseits, wo sie etwas emporgehoben sind. Beiderseits ist die Höhe des Vorhofes größer als die des Hinterhofes, die Weiten beiderseits gleich.

Auf einem Stück der oberseitigen Epidermis von  $0,6434 \text{ mm}^2$  und von  $0,5629 \text{ mm}^2$  fand ich je eine Spaltöffnung, auf einem Stück von  $0,4825 \text{ mm}^2$  und  $0,4021$  keine; die Anzahl der Stomata ist oberseits also nur gering. Unterseits (Fig. 4) beträgt sie 238 auf  $1 \text{ mm}^2$ .

Auf der Blattoberseite von *Corylus avellana* L. und *Betula alba* L. konnte ich keine Spaltöffnungen finden.

## Polygonaceae.

### Unterfam. Rumicoidae.

#### *Rumex scutatus* L.

Die Spaltöffnungen der unbehaarten Blätter schließen sich beiderseits nur mittels der stark entwickelten Vorderhörnchen,



Fig. 3. Vergr. ca. 520.



Fig. 4. Vergr. ca. 520.

welche sich über- oder aneinander legen. Die inneren Verdickungsleisten bilden häufig keine scharfen Ecken, sondern sind mehr oder minder abgerundet (Fig. 7), so daß die Spaltöffnungen lebhaft an den von Haberlandt beschriebenen Schwimmblatttypus erinnern.

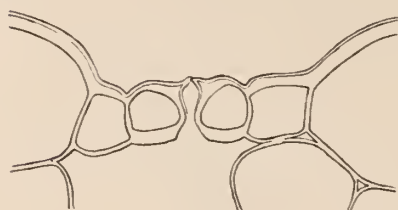


Fig. 5. Vergr. ca. 785.



Fig. 6. Vergr. ca. 785.

Die Weiten der Zentralspalten sowie der Vorder- und Hinterhöfe variieren stark. Ich fand aber nie eine Zentralspalte völlig geschlossen. Auffällig ist, daß die abgerundeten inneren Leisten stets geringere Stärken aufweisen als die eckigen. Der Porus ist beiderseits gleich hoch.

Die Stomata der Oberseite (Fig. 5) sind ziemlich tief eingesenkt und in einer Anzahl von 68 auf  $1 \text{ mm}^2$  vorhanden. Die Unterseite (Fig. 6) weist nicht eingesenkte Spaltöffnungen und zwar 91 für  $1 \text{ mm}^2$  auf. Das Verhältnis stellt sich auf 1:1,3.

Unterf. *Polygonoideae*.

*Polygonum viviparum* L.

Auf der Oberseite (Fig. 8) der unbehaarten Laubblätter finden sich Spaltöffnungen, deren Vorderhörnchen schräg nach außen stehen und zu dünnen Zipfeln ausgezogen sind. Diese stoßen fast zusammen. Die Schließzellen der Unterseite (Fig. 10) sind viel niedriger und haben viel kleinere, spitze Vorderhörnchen. Diese



Fig. 7. Vergr. ca. 785.

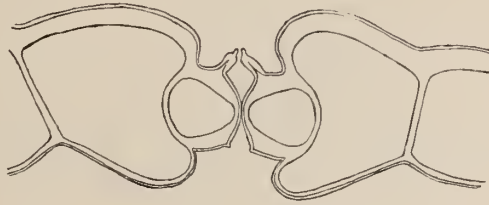


Fig. 8. Vergr. ca. 785.

stehen ebenfalls schräg nach außen, lassen aber eine weite Eisodialöffnung frei. Der Vorhof ist auf der Oberseite weiter, der Hinterhof enger als auf der Unterseite. Schwache äußere Gelenke sind beiderseits vorhanden. Kommen auf der Oberseite zufällig

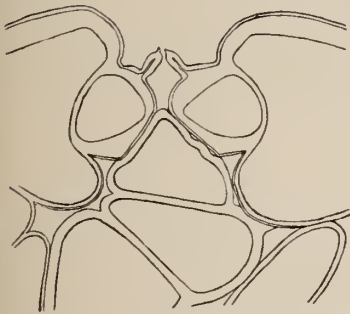


Fig. 9. Vergr. ca. 785.

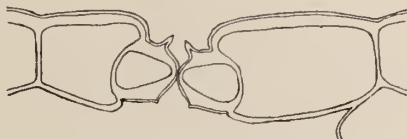


Fig. 10. Vergr. ca. 785.

Spaltöffnungen über mechanischen Rippen zu liegen, so werden sie durch mechanische Zellen, die in den Hinterhof hineinwachsen, mehr oder weniger deformiert (Fig. 9) und außer Funktion gesetzt. Die Kutikula füllt beiderseits die vorderen Hörnchen fast aus, reicht aber unterseits nur bis zu den Nebenzellen, während sie oberseits auch deren freie Innenwände und auch die benachbarten Epidermiszellen überzieht. Die Stomata der Oberseite sind ziemlich tief eingesenkt, die der Unterseite etwas weniger. Oben zählt man 17, unten 164 auf 1 mm<sup>2</sup>. Das Zahlenverhältnis ist 1:9,6.

*Polygonum Bistorta* L.

Die unbehaarten Blätter dieser Wiesenpflanze besitzen Spaltöffnungen, welche im Bau denen von *P. viviparum* L. sehr ähneln. Nur sind oberseits (Fig. 11) die Vorderhörnchen dicker und kürzer, die Hinterhörnchen spitzer und länger. Ferner fand ich den Porus aller Stomata auf der Oberseite durch eine wachsartige Masse fast völlig ausgefüllt; manchmal reichte der Pfropf in die innere Atem-

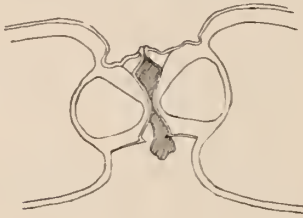


Fig. 11. Vergr. ca. 785.



Fig. 12. Vergr. ca. 785.

höhle hinein. Die Frage, ob diese Verstopfung eine Folge der Standortverhältnisse im Botanischen Garten zu Dahlem war, muß ich unentschieden lassen.

Die Kutikula reicht nicht über die Innenwände der Neben-



Fig. 13. Vergr. ca. 785.

zellen hinweg und füllt nicht wie bei *P. viviparum* die Vorderhörnchen fast aus. Doch sind sie kutinisiert.

Oberseits sind die Stomata weniger tief eingesenkt als bei *P. viviparum* und von ihnen 8 auf 1 mm<sup>2</sup> vorhanden. Da sich auf der Unterseite (Fig. 12) 137 Spaltöffnungen auf 1 mm<sup>2</sup> finden, beträgt das Verhältnis 1:17,1.

**Caryophyllaceae.**Unterf. *Silenoideae*.*Gypsophila repens* L.

Diese Felsen bewohnende Pflanze hat unbehaarte, schmale, nadelförmige Blätter, welche deutlich dorsiventralen Bau zeigen. Die Vorderhörnchen sind mächtig entwickelt und völlig kutinisiert. Hintere Hörnchen fehlen fast ganz.



Beiderseits finden sich scharf ausgeprägte äußere Gelenke. Der Porus besitzt auf der Oberseite (Fig. 13) eine größere Länge und außerdem findet hier bei den meisten Stomata ein völliger Verschluß der Zentralspalte statt; auf der Unterseite (Fig. 14) wird



Fig. 14. Vergr. ca. 785.

der Schluß nur durch das Zusammentreten der Vorderhörnchen bewirkt. Dieser ist jedoch auch stets auf der Oberseite vorhanden.

Die starke Kutikula wird an den Bauchwänden sehr zart und

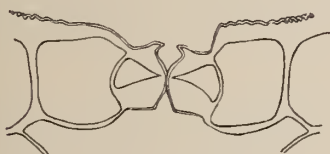


Fig. 15. Vergr. ca. 550.



Fig. 16. Vergr. ca. 550.

reicht bis zu den Ansatzstellen der Nebenzellinnenwände; eine Schichtung in den Vorderhörnchen konnte ich nicht beobachten.

Die Spaltöffnungen sind kaum eingesenkt; ihre Anzahl beträgt



Fig. 17. Vergr. ca. 550.

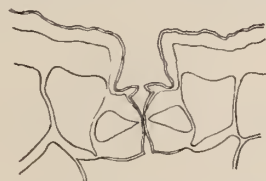


Fig. 18. Vergr. ca. 550.

auf der Oberseite 115, auf der Unterseite 99 auf 1 mm<sup>2</sup>, somit das Verhältnis 1:0,8.

### *Dianthus caryophyllus* L.

Eines der untersuchten Blätter stammte vom zweiten Knoten unterhalb der Blüte und lag dem Stengel fast dicht an. Bei diesem Blatt sind die Stomata der Unterseite (Fig. 16) (— außen —) tief eingesenkt, dagegen auf der Oberseite (Fig. 15) (— innen —) kaum eingesenkt; auch haben sie dort eine engere Eisodialöffnung und einen engeren Vorhof, aber weiteren Hinterhof. Bei einem Blatt

vom fünften Knoten, das etwa im Winkel von  $45^\circ$  vom Stengel abstand, waren die Spaltöffnungen auf der Oberseite (Fig. 17) ebenso tief eingesenkt wie auf der Unterseite (Fig. 18), jedoch war die äußere Atemhöhle oberseits etwas weiter.

Die Kutikula reichte bei allen Spaltöffnungen bis zu den Innenwänden der Nebenzellen. Bei den tiefer eingesenkten sind



Fig. 19. Vergr. ca. 785.



Fig. 20. Vergr. ca. 785.

die Außenwände der Epidermiszellen in beträchtlicher Ausdehnung kutinisiert.

Die Anzahl der Stomata beträgt nach Thomson beiderseits 55 auf  $1 \text{ mm}^2$ .

#### *Saponaria officinalis* L.

Die höheren Schließzellen auf der Blattoberseite (Fig. 19) lassen meist einen weiteren Vor- und Hinterhof und eine höchstens



Fig. 21. Vergr. ca. 550.



Fig. 22. Vergr. ca. 550.

ebenso weite Eisodialöffnung zwischen sich frei als die unterseitigen (Fig. 20.)

Über den Außenwänden der Schließzellen und zum Teil auch der Epidermiszellen ist die Kutikula gewellt; sie reicht auf der Oberseite über die Innenwände der Nebenzellen hinweg, unterseits aber nur bis an diese heran.

Auf  $1 \text{ mm}^2$  finden sich oberseits 16, unterseits 222 Spaltöffnungen, demnach im Verhältnis 1:13,8.

#### Ranunculaceae.

##### *Caltha palustris* L.

Die unbehaarten Blätter zeigen auf der Oberseite (Fig. 21) Spaltöffnungen, deren gut entwickelte Vorderhörnchen nur manchmal zusammenstoßen (Fig. 22). Zuweilen finden sich ganz auffallend weit geöffnete Stomata, deren Verdickungsleisten geringere

Stärke als gewöhnlich aufweisen, und deren Eisodialöffnung eine beträchtliche Weite erreicht. Einen Verschuß durch die Zentralspalte konnte ich nie beobachten. Unterseits (Fig. 23) sind Vor- und Hinterhof sowie Zentralspalte, wenn man von diesen hier über-



Fig. 23. Vergr. ca. 550.

haupt sprechen darf, enger als auf der Oberseite; ferner legen sich auf der Unterseite meist die Vorderhörnchen nach auswärts aneinander.



Fig. 24. Vergr. ca. 550.

Die Kutikula reicht beiderseits bis zu den inneren Ansatzstellen der Nebenzellwände.

Für Ober- und Unterseite beträgt die Anzahl der Stomata auf 1 mm<sup>2</sup> 78.



Fig. 25. Vergr. ca. 550.

#### *Anemone hepatica* L.

Die Spaltöffnungen gehören dem von Hryniewiecki aufgestellten Trichtertypus an und sind auf der nur wenig behaarten Unterseite (Fig. 25) meist etwas höher emporgehoben als auf der glatten Oberseite des Blattes. Hier sind die Vorderhörnchen gut entwickelt (Fig. 24) und die lichte Weite, meist auch die Eisodial-

öffnung, nur halb so groß als auf der Unterseite. Auf dieser ist der Porus niedriger und sind die vorderen Hörnchen spitzer.

Die Kutikula reicht beiderseits bis in die innere Atemhöhle hinein.

Es finden sich auf der Oberseite 15 Stomata auf 1 mm<sup>2</sup>, unterseits 74, also im Verhältnis 1:4,9.

Keine Spaltöffnungen fand ich auf der Laubblattoberseite von *Aconitum variegatum* L., *Anemone silvestris* L. und *Clematis Vitalba* L.

### Cruciferae.

#### *Iberis sempervirens* L.

Auf der Oberseite (Fig. 26) haben die Stomata stark entwickelte Vorderhörnchen, welche schräg nach außen stehen, und

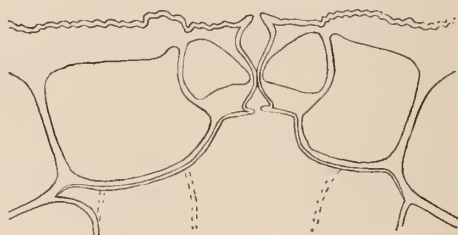


Fig. 26. Vergr. ca. 785.

gut ausgebildete Hinterhörnchen. Unterseits (Fig. 27) laufen die gedrunghenen Vorderhörnchen in dünne Zipfel aus; Eisodialöffnung

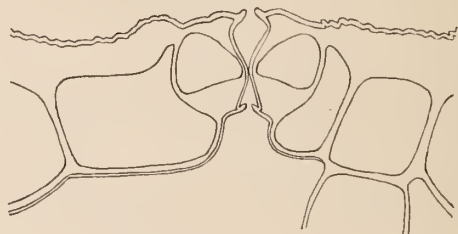


Fig 27. Vergr. ca. 785.

und Vorhof sind weiter, der Hinterhof meist enger als auf der Oberseite.

Die starke Kutikula verdickt sich noch etwas in den Vorderhörnchen und überzieht die freien Wände der Epidermiszellen innerhalb der inneren Atemhöhle.

An dem unbehaarten Blatt fand ich oberseits 99, unterseits 100 Spaltöffnungen auf 1 mm<sup>2</sup>. Letztere ragen um ein Weniges über die Epidermis vor.



*Arabis alpina* L.

Diese Geröllpflanze besitzt beiderseits dicht behaarte Blätter. Auf der Oberseite (Fig. 28) haben die stark entwickelten Vorderhörnchen dünnere Fortsätze, welche schräg nach auswärts stehen; hintere Hörnchen werden nur schwach ausgebildet. Unterseits (Fig. 29) fehlen den Vorderhörnchen die Fortsätze; sie lassen eine drei- bis viermal so weite Eisodialöffnung frei. Der Vorhof ist



Fig. 28. Vergr. ca. 750.

kaum weiter, aber höher, der Hinterhof enger und niedriger als oberseits.

Die Kutikula bedeckt auf beiden Seiten in gleicher Stärke die Wände der Schließzellen. Von hier ab wird sie dünner und



Fig. 29. Vergr. ca. 750.

überzieht noch die Innenwände der Nebenzellen. Die Vorderhörnchen sind kutinisiert.

Oberseits finden sich auf 1 mm<sup>2</sup> 95 etwas emporgehobene Spaltöffnungen, unterseits 239 stärker emporgehobene. Das Verhältnis der Anzahl stellt sich also auf 1:2,5.

*Cheiranthus Cheiri* L.

Die Stomata der Laubblattoberseite (Fig. 30) liegen in flachen Mulden und besitzen gut entwickelte Vorderhörnchen sowie einen Vor- und Hinterhof von etwa gleicher Weite. Unterseits (Fig. 31) sind die Vorderhörnchen nur schwach ausgebildet, so daß sie eine viel weitere Eisodialöffnung frei lassen als oberseitigen. Vor- und Hinterhof zeigen etwa die gleichen Weiten wie oberseits.

Auf der behaarten Oberseite sind die wenig zahlreichen Sto-

mata unregelmäßig verteilt; auf der ebenfalls behaarten Unterseite finden sich auf 1 mm<sup>2</sup> 199.

### Reihe Rosales.

#### Unterreihe *Saxifragineae*.

#### *Saxifragaceae*.

#### *Saxifraga Aizoon* Jacq.

Die Blätter dieser Gebirgspflanze haben beiderseits ganz gleich gestaltete Stomata mit stark entwickelten Vorderhörnchen,



Fig. 30. Vergr. ca. 550.



Fig. 31. Vergr. ca. 550.

die mit kleinen dünnen Zipfeln endigen. Nur die Länge des Porus ist auf der Oberseite (Fig. 32) größer als auf der Unterseite (Fig. 33).

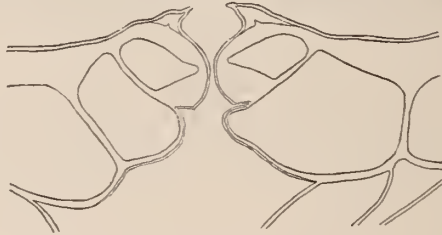


Fig. 32. Vergr. ca. 785.

Die Kutikula reicht über die Innenwände der Nebenzellen, welche gut ausgebildete äußere und innere Gelenke besitzen, hinweg.

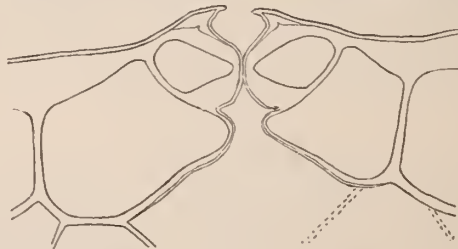


Fig. 33. Vergr. ca. 785.

Bei *Ribes alpinum* L., *R. nigrum* L. und *R. rubrum* L. fand ich auf der Laubblattoberseite keine Stomata.

Unterreihe *Rosineae*.

**Rosaceae.**

Unterf. *Pomoideae*.

Bei den untersuchten: *Pirus aucuparia* L., *P. Malus* L. und *P. torminalis* L. fand ich oberseits keine Spaltöffnungen



Fig. 34. Vergr. ca. 785.

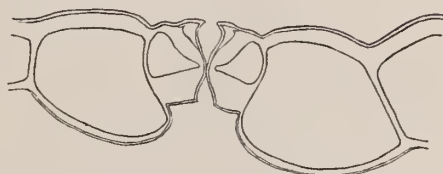


Fig. 35. Vergr. ca. 785.

Unterf. *Rosoideae*.

*Potentilla aurea* L.

Die gut ausgebildeten Vorderhörnchen der oberseitigen Stomata (Fig. 34) werden zu Zipfeln ausgezogen, welche sich nach



Fig. 36. Vergr. ca. 1130.

außen aneinander legen, dagegen stoßen die stumpf keilförmigen Vorderhörnchen der Unterseite (Fig. 35) nur vereinzelt aneinander,



Fig. 37. Vergr. ca. 1130.

meist lassen sie eine ansehnliche Eisodialöffnung frei. Vor- und Hinterhof sind unterseits etwas weiter.

Die äußeren Gelenke sind nur wenig, die inneren besser entwickelt

Die Kutikula reicht über die Innenwände der Nebenzellen hinweg, die Vorderhörnchen sind kutinisiert.

Oberseits finden sich 20 Stomata auf  $1 \text{ mm}^2$ , unterseits 230, also ist das Verhältnis 1:11,5.

*Geum rivale* L.

Die Schließzellen der Oberseite (Fig. 36) sind höher und breiter als auf der Unterseite (Fig. 37). Die Vorderhörnchen stehen schräg nach außen und stoßen zusammen, während sie unterseits sich nicht berühren. Ferner sind Vor- und Hinterhof, sowie Opisthialöffnung unterseits weiter.

Die Kutikula verdickt sich in den Vorderhörnchen und geht bis über die Innenwände der Schließzellen.

Auf der Oberseite stehen die Spaltöffnungen in der Nähe der Nerven viel dichter als auf der übrigen Blattfläche; ihre Gesamtzahl ist aber nur gering. Unterseits stehen die Stomata viel dichter, jedoch läßt sich infolge der vielen Nerven nur schwer ein Durch-



Fig. 38. Vergr. ca. 750.



Fig. 39. Vergr. ca. 750.

schnitt berechnen. Annähernd sind 350 Stomata auf  $1 \text{ mm}^2$  unterseits vorhanden.

*Alchimilla vulgaris* L.

besitzt auf beiden Blattseiten ungefähr gleich tief eingesenkte Spaltöffnungen, welche in ihrem ganzen Bau an die von Schellenberg bei *Iris germanica* gefundenen erinnern. Die Vorderhörnchen stehen fast senkrecht nach außen, der Vorhof ist schmal und niedrig, der Hinterhof dagegen sehr weit und hoch. Die unterseitigen Stomata (Fig. 39) unterscheiden sich von der Oberseite (Fig. 38) im wesentlichen nur durch die geringere Größe der Schließzellen und den dadurch bedingten kürzeren Porus, auch die inneren Hörnchen-spitzen fehlen unterseits.

Die ziemlich derbe Kutikula reicht bis zu den Innenwänden der Nebenzellen.

Die Anzahl der Spaltöffnungen beträgt für die Oberseite 67, für die Unterseite 157 auf  $1 \text{ mm}^2$ , also im Verhältnis 1:2,3.

Bei *Alchimilla alpina* L. und der verwandten *Sanguisorba officinalis* L. fand ich auch auf der Blattoberseite keine Spaltöffnungen, ebensowenig bei den zur Unterfamilie *Prnnoideae* gehörigen *Prunus avium* L. und *Prunus Padus* L.



## Leguminosac.

Unterf. *Mimosoideae*.*Acacia melanoxylon* R. Br.

Auf der Oberseite der unbehaarten Fiederblättchen sind die Stomata durch Hervorwölben der Nebenzellaußenwände etwas tiefer eingesenkt als unterseits. Die Vorderhörnchen legen sich oberseits (Fig. 40 und 41) meist übereinander, selten stoßen sie nur mit den



Fig. 40. Vergr. ca. 1185.



Fig. 41. Vergr. ca. 1185.

Spitzen zusammen. Unterseits (Fig. 42) lassen sie eine enge Eisodialöffnung frei, vereinzelt stoßen sie auch hier zusammen.

Die starke Kutikula verjüngt sich von den Vorderhörnchen an nach innen. Eigentümlich sind gewisse Schichten oberhalb des Lumens der Schließzellen, welche weder typische Cellulose- noch Holz- oder Kutinreaktion geben. Die chemische Natur dieser Sub-



Fig. 42. Vergr. ca. 1185.

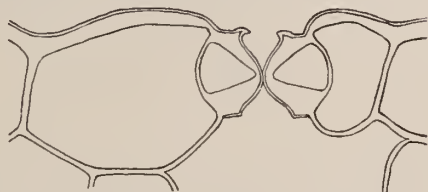


Fig. 43. Vergr. ca. 785.

stanz möge daher vorläufig dahingestellt bleiben. Die Anzahl der Stomata beträgt oberseits 188 für 1 mm<sup>2</sup>, unterseits 135, das Verhältnis 1 : 0,7.

*Cercis siliquastrum* L.

Die unbehaarten Blätter tragen auf der Oberseite (Fig. 43) nur vereinzelte Spaltöffnungen, deren Vorderhörnchen nicht sehr entwickelt sind und eine ziemlich weite Eisodialöffnung frei lassen. Unterseits (Fig. 44 und 45) sind die Schließzellen niedriger, die Vorderhörnchen noch weniger entwickelt, der Vorhof weiter und der Hinterhof stets enger als oberseits.

Die Stomata der Oberseite sind kaum eingesenkt. Auf der Unterseite (Fig. 46) finden sich regellos neben mehr oder weniger eingesenkten auch ziemlich hoch emporgehobene Spaltöffnungen.

Die Kutikula endigt an der Ansatzstelle der Nebenzellinnenwände an die Schließzellen.

Für die Oberseite ließ sich die Anzahl der Spaltöffnungen auf  $1 \text{ mm}^2$  nicht feststellen, da die Mehrzahl der Gesichtsfelder

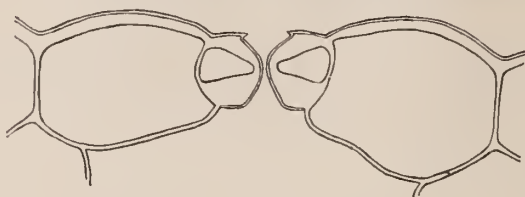


Fig. 44. Vergr. ca. 785.

keine oder nur vereinzelte (1 bis 2) aufwiesen; unterseits betrug sie 157 für  $1 \text{ mm}^2$ .

#### Unterf. *Papilionatae*.

##### *Cytisus hirsutus* L.

Die stark behaarte, sonnige Hügel bewohnende Pflanze hat fast isolateral gebaute Blätter. Der ganze Spaltöffnungsapparat ist

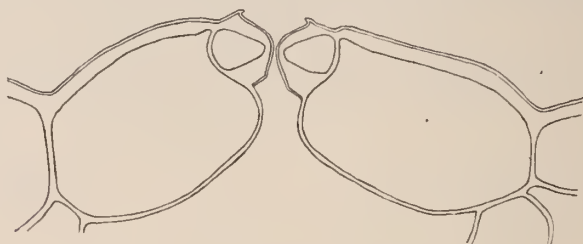


Fig. 45. Vergr. ca. 785.

oberseits ein wenig, unterseits nicht emporgehoben. Auf beiden Seiten entsteht durch Vorwölben der Nebenzellaußenwände eine mehr oder minder flache Mulde. Auf der Oberseite (Fig. 47) stehen die mächtig entwickelten Vorderhörnchen schräg nach auswärts und legen sich eine Strecke weit aneinander. Auf der Unterseite

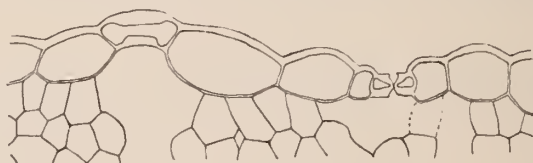


Fig. 46. Vergr. ca. 190.

(Fig. 48) berühren sich die weniger starken Vorderhörnchen nur mit ihren Spitzen. Außerdem sind Vor- und Hinterhof hier bedeutend weiter als dort.

Die starke Kutikula überzieht auch die Innenwände der Schließzellen. Die Vorderhörnchen sind völlig kutinisiert.

Auf der Oberseite liegen die Stomata längs der Nerven, auf der Unterseite 210 auf 1 mm<sup>2</sup>.

*Cytisus scoparius* Link.

Die Blätter dieser in sandigen, sonnigen Wäldern heimischen Pflanze sind ebenfalls fast isolateral. Über den Spaltöffnungen



Fig. 47. Vergr. ca. 785.

werden auf gleiche Weise wie bei *C. hirsutus* flache Mulden gebildet. Diese sind aber auf der Oberseite (Fig. 49) tiefer. Die Vorderhörnchen stehen gleichfalls schräg nach außen, sind aber

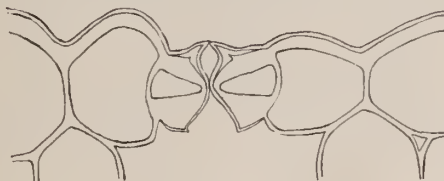


Fig. 48. Vergr. ca. 785.

nicht entfernt so stark entwickelt wie bei *C. hirsutus* und lassen eine beiderseits gleichweite Eisodialöffnung frei. Auf der Unterseite (Fig. 50) ist der Porus länger und der Vorhof weiter als oberseits.



Fig. 49. Vergr. ca. 770.

Der Verlauf der Kutikula ist der gleiche wie bei *C. hirsutus*. Beiderseits finden sich 123 Stomata auf 1 mm<sup>2</sup>.

*Cytisus sessilifolius*.

Das Blatt ist mehr dorsiventral gebaut als bei den beiden vorhergehenden Arten. Die Vorderhörnchen sind ziemlich stark entwickelt, stehen fast wagerecht und lassen unterseits (Fig. 52) eine

weitere Eisodialöffnung frei als oberhalb. Ebenfalls weiter sind Vor- und Hinterhof unterseits. Die Schließzellen der Unterseite sind höher als die oberseitigen, obgleich die Epidermiszellen der Oberseite (Fig. 51) viel höher als auf der Unterseite sind.



Fig. 50. Vergr. ca. 770.

Die Innenwände der oberen Epidermiszellen waren z. T. verschleimt. Die Kutikula reicht über die Innenwände der Nebenzellen hinweg; die Vorderhörnchen sind kutinisiert. Beiderseits sind die

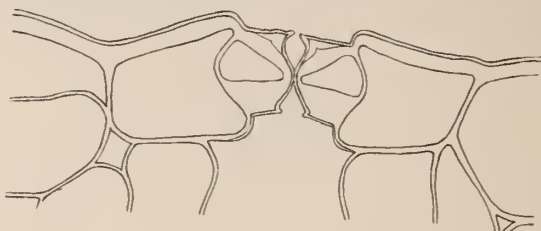


Fig. 51. Vergr. ca. 770.

Spaltöffnungen z. T. etwas emporgehoben. Auf der Oberseite sind 69, auf der Unterseite 125 Stomata auf 1 mm<sup>2</sup> vorhanden; es finden sich also die Spaltöffnungen im Verhältnis 1 : 1,8.

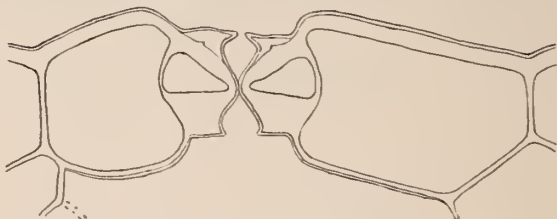


Fig. 52. Vergr. ca. 770.

Bei den Blättern von *Laburnum alpinum* Griseb. fand ich auf der Oberseite keine Stomata.

#### *Vicia Cracca* L.

hat auf der unbehaarten Blattoberseite (Fig. 53) eingesenkte Spaltöffnungen, deren kleine spitze Vorderhörnchen steil nach außen



stehen und eine weite Eisodialöffnung freilassen. Die Schließzellen der wenig behaarten Unterseite (Fig. 54) sind doppelt so hoch, aber schmaler als oberseits und haben starke, wagerechte Vorderhörnchen, welche sich fast berühren. Vor- und Hinterhof sowie die Opisthialöffnung sind unterseits enger. Ferner zeigen die hinteren Hörnchen eine stärkere Ausbildung als auf der Oberseite.

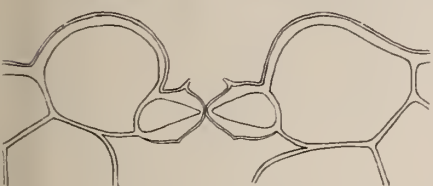


Fig. 53. Vergr. ca. 510.

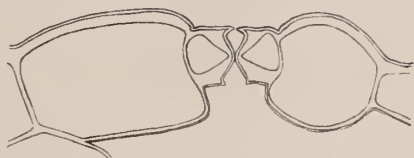


Fig. 54. Vergr. ca. 510.

Oberseits ließ sich die Kutikula nur bis zu den Ansatzstellen der Nebenzellinnenwände verfolgen, unterseits dagegen reicht sie über die freien Innenwände der Neben- und Epidermiszellen hinweg.

Die Anzahl der Spaltöffnungen betrug auf der Oberseite 128



Fig. 55. Vergr. ca. 770.

auf 1 mm<sup>2</sup>, auf der Unterseite aber nur 21, also das Verhältnis 1:0,2.

#### *Lathyrus silvester* L.

Dieser Bewohner trockener Wälder hat auf der Oberseite (Fig. 55) seiner unbehaarten Blätter eingesenkte Spaltöffnungen



Fig. 56. Vergr. ca. 770.

mit dünnen, langen Vorderhörnchen, welche steil nach außen stehen und eine enge Eisodialöffnung freilassen. Auf der Unterseite (Fig. 56 und 57) liegen die Stomata teils in, teils über der Epidermisebene und haben dicke Vorderhörnchen, welche meist stumpf, selten in kleine, auswärts stehende Spitzchen endigen. Die Eisodialöffnungsweite ist beiderseits ungefähr die gleiche. Oberseits

ist der Vorhof enger und der Hinterhof weiter. Nur selten erreicht der Porus auf der Unterseite die gleiche Länge wie oberseits. Die Hinterhörnchen werden unterseits etwas besser ausgebildet.

Auf der Oberseite finden sich 57 Stomata auf 1 mm<sup>2</sup>, auf der Unterseite 67, also im Verhältnis 1:1,2.

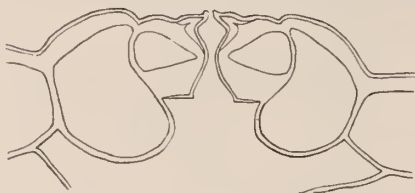


Fig. 57. Vergr. ca. 770.



Fig. 58. Vergr. ca. 550.

Bei *Lathyrus vernus* Bernh. fand ich oberseits keine Spaltöffnungen.

#### *Phaseolus vulgaris* L.

Die Blätter besitzen oberseits (Fig. 58) etwas mehr eingesenkte Stomata als unterseits (Fig. 59). Die Vorderhörnchen stehen schräg nach außen und lassen auf der Oberseite nur eine enge



Fig. 59. Vergr. ca. 550.

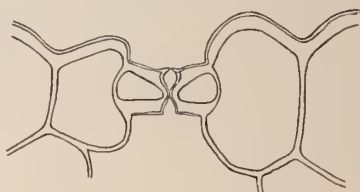


Fig. 60. Vergr. ca. 770.

Eisodialöffnung frei; Vor- und Hinterhof sowie Opisthialöffnung und die Länge des Porus sind beiderseits gleich.

Die Kutikula reicht bis über die Innenwände der Schließzellen.

Oberseits sind auf einer Fläche von 1 mm<sup>2</sup> 82, unterseits 107 Spaltöffnungen vorhanden, also im Verhältnis 1:1,3.

### Reihe Sapindales.

#### Unterreihe *Balsaminineae*.

#### **Balsaminaceae.**

#### *Impatiens Balsamina* L.

Auf der Oberseite (Fig. 60) des Laubblattes sind die Spaltöffnungen etwas eingesenkt und haben nur schwach ausgebildete Vorderhörnchen. Auf der Unterseite (Fig. 61) liegen die Stomata in Höhe der Epidermis und gleichen denen der Oberseite, nur die Eisodialöffnung ist hier meist etwas weiter.

Auch der Kutikularverlauf ist auf beiden Seiten der gleiche, nur beträgt die Anzahl der Spaltöffnungen oberseits auf 1 mm<sup>2</sup> 165, unterseits aber 387, das Verhältniß also 1:2,3.

*Impatiens glanduligera* Lindl.

Diese Pflanze findet sich an Bachrändern und hat wie *I. Balsamina* bekanntlich unbehaarte Blätter. Die oberseitigen (Fig. 62)

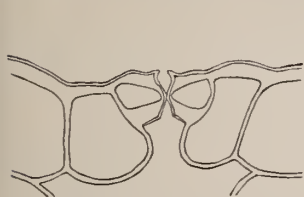


Fig. 61. Vergr. ca. 770.

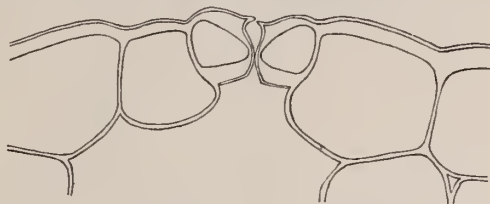


Fig. 62. Vergr. ca. 1130.

Stomata sind wenig, die der Unterseite (Fig. 63) aber stark emporgehoben. Im allgemeinen sind die Schließzellen auf beiden Seiten ziemlich gleich gebaut, nur der Vorhof ist auf der Unterseite weiter

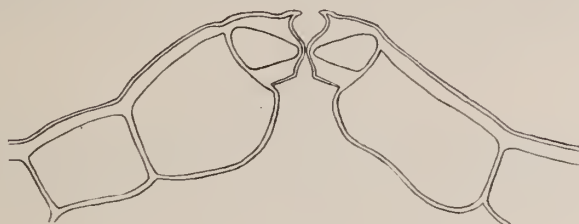


Fig. 63. Vergr. ca. 1130.

und die Vorderhörnchen stärker entwickelt. Sie lassen aber eine viel weitere Eisodialöffnung frei als die schwächeren der Oberseite, welche einen nahezu völligen Verschluß bewirken.



Fig. 64. Vergr. ca. 770.

Die Kutikula reicht bis über die Innenwände der Schließzellen.

Auf der Oberseite sind auf 1 mm<sup>2</sup> 185 Stomata vorhanden, auf der Unterseite 246. Das Verhältniß stellt sich demnach auf 1:1,3.

**Rhamnaceae.***Rhamnus pumilus* L.

Diese Pflanze mit ihren unbehaarten Blättern lebt auf den Kalkfelsen der Alpen. Auf beiden Seiten ist der Spaltöffnungsapparat etwas emporgehoben und besitzt äußere Gelenke. Die Schließzellen der Oberseite (Fig. 64) sind höher und ihre Vorder- und Hinterhörnchen stärker entwickelt als auf der Unterseite (Fig. 65). Die Eisodialöffnung ist hier stets weiter als oberseits.



Fig. 65. Vergr. ca. 770.

In den Vorderhörnchen verdickt sich die Kutikula. Sie verläuft bis über die freien Innenwände der Nebenzellen.

Es sind auf 1 mm<sup>2</sup> oberseits 83, unterseits 159 Spaltöffnungen vorhanden, also im Verhältnis 1 : 1,9.

**Malvaceae.***Kitaibelia vitifolia* W.

Die Spaltöffnungen der Oberseite (Fig. 66) des ganz schwach behaarten Laubblattes haben höhere Schließzellen als auf der Unter-



Fig. 66. Vergr. ca. 785.



Fig. 67. Vergr. ca. 785.

seite (Fig. 67). Die Vorderhörnchen sind beiderseits gut ausgebildet, jedoch stehen die oberen schräg nach außen, die unteren aber fast wagrecht. Die Eisodial- und Opisthialöffnungen sowie die Hinterhöfe sind beiderseits etwa gleich weit.

Die Kutikula reicht auf der Oberseite wohl meist weiter\* in die innere Atemhöhle hinein.

Die Zahlen betragen für 1 mm<sup>2</sup> oben 102, unten 273, stehen also im Verhältnis wie 1 : 2,7.

*Lavatera thuringiaca* L.

Auf der Laubblattoberseite (Fig. 68) sind die Spaltöffnungen etwas über die Epidermisebene emporgehoben, vielfach jedoch



niedriger als in der Zeichnung; auf der Unterseite nur selten in Höhe der Epidermis (Fig. 69), z. T. noch höher als in der Zeichnung. Die Vorderhörnchen sind auf der Oberseite lang und nicht



Fig. 68. Vergr. ca. 770.

sehr stark. Auf der Unterseite sind sie viel kürzer, so daß die Eisodialöffnung, zumal der Vorhof auch noch etwas weiter ist, hier eine viel größere Weite besitzt als dort.

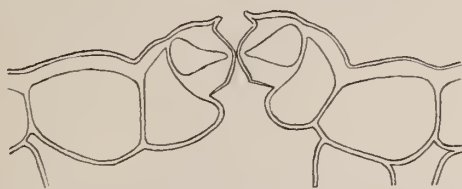


Fig. 69. Vergr. ca. 770.

Die vorderen Hörnchen werden von der Kutikula, welche bis über die Innenwände der Schließzellen reicht, fast ausgefüllt.

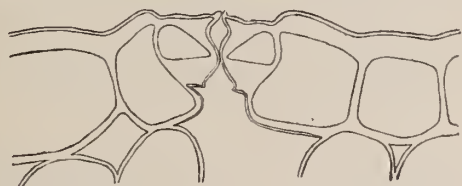


Fig. 70. Vergr. ca. 785.

Es finden sich oberseits 124, unterseits 312 Stomata auf 1 mm<sup>2</sup>, demnach stellt sich das Verhältnis auf 1:2,5.

### Reihe Parietales.

#### 4. Unterreihe *Cystineae*.

#### *Cistaceae*.

#### *Helianthemum vulgare* Gärtn.

Die nur wenig emporgehobenen Spaltöffnungen der Laubblatt- oberseite (Fig. 70) besitzen starke Vorderhörnchen, deren dünnere

Zipfel sich nach auswärts aneinanderlegen. Unterseits (Fig. 71) sind die Spaltöffnungen verschieden hoch emporgehoben und haben schwächer entwickelte Vorderhörnchen, welche nie zusammenstoßen. Die Höhe des Porus ist oberseits stets größer.

Beiderseits sind innere und äußere Gelenke vorhanden und reicht die Kutikula über die Innenwände der Nebenzellen hinweg.



Fig. 71. Vergr. ca. 785.



Fig. 72. Vergr. ca. 550.

Auf der Oberseite befinden sich 143 Stomata auf 1 mm<sup>2</sup>, auf der stärker behaarten Unterseite 414, also im Verhältnis 1 : 2,9.

## 6. Unterreihe *Flacourtiineae*.

### **Violaceae.**

#### *Viola tricolor* L.

Auf der Laubblattoberseite (Fig. 72) sind die Spaltöffnungen kaum, unterseits dagegen nicht emporgehoben. Die langen dünnen



Fig. 73. Vergr. ca. 550.

Vorderhörnchen stehen mit ihren Spitzen nach außen. Diese berühren sich oberseits meistens, unterseits (Fig. 73) nie. Die Weite



Fig. 74. Vergr. ca. 770.

des Vorhofes und der Opisthialöffnung ist etwa die gleiche, jedoch ist oberseits der Hinterhof weiter, der Porus aber länger als unterseits.

Die Kutikula füllt die Vorderhörnchen fast aus und endet an den inneren Ansatzstellen der Nebenzellwände an die Schließzellen.

## Reihe Umbelliflorae.

### Umbelliferae.

Unterf. *Hydrocotyloideae*.

*Hydrocotyle vulgaris* L.

Die Stomata auf der Oberseite (Fig. 74) des unbehaarten Blattes haben höhere Schließzellen und einen meist engeren Hinter-



Fig. 75. Vergr. ca. 770.

hof. Die gut entwickelten Vorderhörnchen lassen eine beiderseits gleiche, nicht sehr weite Eisodialöffnung frei; der Vorhof ist ebenfalls beiderseits gleich weit (Fig. 74 und 75).

In den Vorderhörnchen verstärkt sich die Kutikula und bekleidet dann die freien Schließzellwände.



Fig. 76. Vergr. ca. 770.

Die Spaltöffnungen liegen auf beiden Blattseiten in der Höhe der Epidermis; jedoch finden sich oberseits 37 auf 1 mm<sup>2</sup>, unterseits aber 117. Das Verhältniß stellt sich also auf 1:3,1.

Unterf. *Saniculoideae*.

*Eryngium alpinum* L.

wächst auf Alpentriten und hat unbehaarte Blätter. Bei den Spalt-



Fig. 77. Vergr. ca. 770.

öffnungen der Oberseite (Fig. 76) sind die Vorderhörnchen dünner, Eisodialöffnung und Vorhof viel enger, Hinterhof und Opisthial-

öffnung aber weiter und die Schließzellen niedriger als auf der Unterseite (Fig. 77).

Die Nebenzellen besitzen beiderseits auffallende äußere Gelenke; die Kutikula reicht über die freien Innenwände der Neben- und Epidermiszellen.

Auf der Oberseite finden sich 117 Spaltöffnungen auf 1 mm<sup>2</sup>,

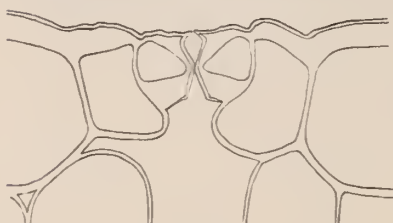


Fig. 78. Vergr. ca. 770.

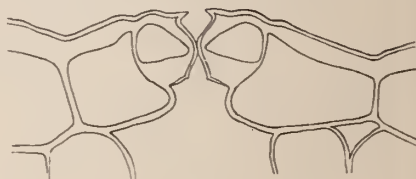


Fig. 79. Vergr. ca. 770.

auf der Unterseite 242 etwas emporgehobene, also im Verhältnis 1:2,1. Unterseits nimmt die Anzahl der Stomata von der Mitte des Blattes nach dem Rande hin zu.



Fig. 80. Vergr. ca. 770.

### *Eryngium planum* L.

kommt auf sandigen Triften und Flußufern vor und hat gleichfalls unbehaarte Blätter. Die oberseitigen Spaltöffnungen (Fig. 78 und



Fig. 81. Vergr. ca. 770.

79) sind nicht oder kaum, die unterseitigen (Fig. 80 und 81) aber stets etwas emporgehoben. Die Schließzellen gleichen im Bau und Größenverhältnissen denen von *E. alpinum*, jedoch variiert die Ausbildung der Vorderhörnchen und die Weite des Vorhofs ungewöhnlich stark, sodaß sich besonders oberseits neben ganz engen Eisodialöffnungen sehr weite finden (Fig. 78—81).



Die Anzahl der Stomata beträgt oberseits 87 auf 1 mm<sup>2</sup>, unterseits 201, das Verhältnis also 1:2,3.

Unterfam. *Apioideae*.

*Bupleurum falcatum* L.

Durch das Vorwölben der Außenwände der Nebenzellen sind die Spaltöffnungen mit mehr oder minder flachen äußeren Atemhöhlen versehen. Die Nebenzellen haben scharf ausgeprägte innere und äußere Gelenke. Die Vorderhörnchen sind oberseits (Fig. 82)

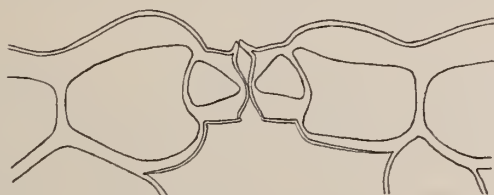


Fig. 82. Vergr. ca. 1130.

zwar dünner, stehen aber schräg nach außen und stoßen stets zusammen; unterseits (Fig. 83) stehen sie wagerecht und lassen eine enge Eisodialöffnung frei. Der Vorhof ist oberseits enger, Hinterhof und Opisthialöffnung sind weiter, der Porus aber kürzer als auf der Unterseite.

Die Kutikula greift über die freien Innenwände der Neben- und auch der Epidermiszellen.

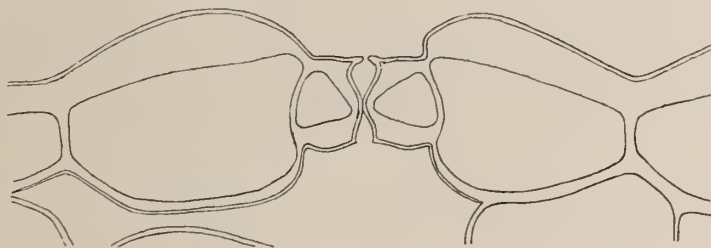


Fig. 83. Vergr. ca. 1130.

Für die Oberseite ergeben sich 132, für die Unterseite 271 Stomata auf 1 mm<sup>2</sup>, für das Verhältnis also 1:2,0.

*Apium graveolus* L.

Die Spaltöffnungen sind oberseits (Fig. 84 und 85) meist etwas weniger emporgehoben und haben geringere Vorhofweite und höhere Schließzellen als unterseits (Fig. 86). Die Vorderhörnchen sind meist etwas länger und stoßen bei einer großen Anzahl von Spaltöffnungen auf der Oberseite zusammen (Fig. 84).

Beiderseits gleich ist die Weite des Hinterhofs und der Verlauf der Kutikula bis über die Innenwände der Schließzellen.

Oberseits beträgt die Anzahl der Stomata auf 1 mm<sup>2</sup> 142, unterseits 251, mithin das Verhältnis 1 : 1,7.

*Heracleum Sphondylium* L.

Die Vorderhörnchen der höheren Schließzellen auf der Oberseite sind stärker entwickelt (Fig. 87) und stoßen mit ihren Spitzen



Fig. 84. Vergr. ca. 770.



Fig. 85. Vergr. ca. 510.

zusammen; auf der Unterseite (Fig. 88) zeigen sie eine verschieden starke Entwicklung, lassen aber stets eine ansehnliche Eisodialöffnung frei. Vor- und Hinterhof sind oberseits stets enger.



Fig. 86. Vergr. ca. 770.

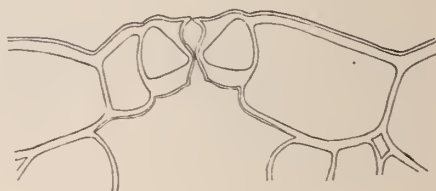


Fig. 87. Vergr. ca. 770.

Auf der Oberseite überzieht die Kutikula die Innenwände der Neben- und Epidermiszellen; daß dies auf der Unterseite gleichfalls stattfindet, konnte ich nicht mit Sicherheit feststellen.



Fig. 88. Vergr. ca. 770.

Auf der Oberseite finden sich 58 Spaltöffnungen auf 1 mm<sup>2</sup>, auf der Unterseite 338, im Verhältnis also 1 : 5,8.

*Laserpitium latifolium* L.

Die höheren Schließzellen der Oberseite (Fig. 89) haben stark entwickelte Vorderhörnchen, die Hinterhörnchen sind gleichfalls gut ausgebildet, und der Vorhof etwa doppelt so weit wie der

Hinterhof. Auf der Unterseite (Fig. 90 und 91) lassen die wenig entwickelten Vorderhörnchen eine meist weitere Eisodialöffnung frei; jedoch kann diese sich in ihrer Weite der Oberseite nähern,

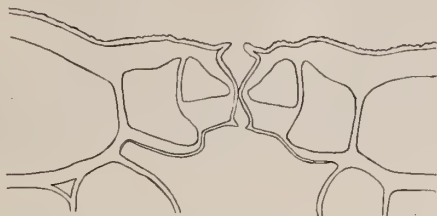


Fig. 89. Vergr. ca. 770.

da der Vorhof zwar oft ebenso weit, aber vielfach auch viel enger als auf der Oberseite ist. Der Hinterhof ist durchgehends oberseits weiter, die Opisthialöffnung ebenso weit oder enger als unterseits.

Die Kutikula verläuft beiderseits über die freien Innenwände von Neben- und Epidermiszellen.



Fig. 90. Vergr. ca. 770.



Fig. 91. Vergr. ca. 770.

Das unbehaarte Blatt hat auf der Oberseite 67 Stomata auf 1 mm<sup>2</sup>, auf der Unterseite 312, also im Verhältnis 1:4,6.

## Reihe Primulales.

### Primulaceae.

#### *Anagallis arvensis* L.

Auf der Laubblattoberseite (Fig. 92) sind die Spaltöffnungen etwas weniger emporgehoben und die höheren Schließzellen haben



Fig. 92. Vergr. ca. 785.

stärker entwickelte Vorderhörnchen, deren Zipfel nur eine schmale Eisodialöffnung frei lassen. Der Vorhof ist enger und höher, der Hinterhof weiter und niedriger als auf der Unterseite (Fig. 93).

Dort bilden die Vorderhörnchen nur kleine spitze Vorsprünge. Die Opisthialleisten sind beiderseits sehr schwach entwickelt.

Das Lumen der Schließzellen der Oberseite ist etwas anders gestaltet. Die an die benachbarten Epidermiszellen angrenzenden Partien ihrer Außenwände sind etwas verdünnt.

Die Kutikula kleidet die innere Atemhöhle beiderseits soweit aus, als sie von Innenwänden der Epidermiszellen begrenzt wird.

Für die Oberseite ergaben sich 25, für die Unterseite 63 Spaltöffnungen auf 1 mm<sup>2</sup>, demnach für das Verhältnis 1:2,5.

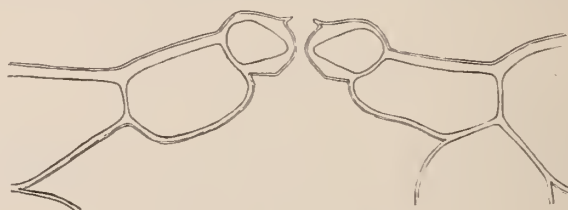


Fig. 93. Vergr. ca. 785.

Bei *Lyssimachio vulgaris* L. und *L. nemorum* L. fand ich auf der Oberseite keine Stomata.

### Reihe Contortae.

#### 2. Unterreihe *Gentianineae*.

#### *Asclepiadaceae*.

#### Unterf. *Cynanchoideae*.

#### *Cynanchum rincetoxicum* R. Br.

Auf der Oberseite (Fig. 94) erscheinen die Spaltöffnungen stets etwas eingesenkt. Die Vorderhörnchen stehen beiderseits



Fig. 94. Vergr. ca. 785.

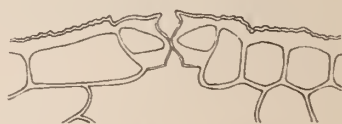


Fig. 95. Vergr. ca. 785.

etwas schräg nach auswärts. Sie sind jedoch oberseits viel stärker entwickelt und lassen nur eine enge Eisodialöffnung frei. Ebenso wie diese ist auch der Vorhof unterseits weiter, der Hinterhof aber enger und die Höhe der Schließzellen geringer.

Unterseits (Fig. 95) sind die Stomata etwas emporgehoben und die Kutikula über den Epidermisaußenwänden gewellt. Sie läßt sich beiderseits nur bis über die Innenwände der Schließzellen verfolgen.



## Reihe Tubiflorae.

### 1. Unterreihe *Convolvulineae*.

#### *Convolvulaceae*.

##### Unterf. *Convolvuloideae*.

##### *Pharbitis purpurea* Aschers.

Auf der Blattoberseite (Fig. 96) erscheinen die Stomata durch das Hervorwölben der Nebenzellen schwach eingesenkt. Die Schließzellen sind hier höher als auf der Unterseite und haben stärker entwickelte Vorderhörnchen, welche etwas übereinandergreifen, sich

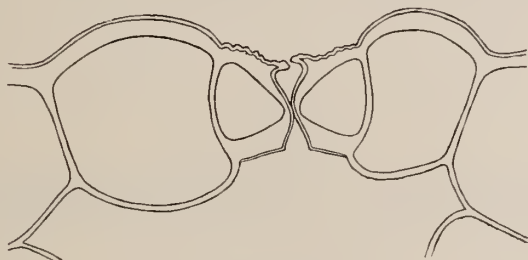


Fig. 96. Vergr. ca. 1130.

aber nicht berühren. Der Vorhof und die Eisodialöffnung der Unterseite (Fig. 97) sind weiter, der Hinterhof dagegen enger.

Die Kutikula erscheint über den Außenwänden der Schließzellen mehr oder weniger gewellt, verdickt sich in den Vorderhörnchen und endet innen an der Grenze zwischen Schließ- und Nebenzellen.

Oberseits finden sich auf 1 mm<sup>2</sup> 94, unten 252 Stomata,

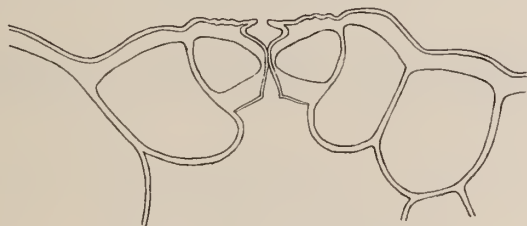


Fig. 97. Vergr. ca. 1130.

welch letztere etwas emporgehoben sind. Das Zahlenverhältnis von Ober- und Unterseite beträgt 1:2,7.

### 2. Unterreihe *Borraginineae*.

#### *Borraginaceae*.

##### Unterf. *Borraginoideae*.

##### *Pulmonaria angustifolia* L.

trägt auf seinen Blättern weit auseinanderstehende borstige Haare. Eisodialöffnung und Vorhof sind oberseits (Fig. 98) enger, der

Hinterhof etwas weiter als unterseits. Die gut entwickelten Vorderhörnchen stehen bei den unterseitigen (Fig. 99) Spaltöffnungen wagerecht, oberseits aber nach außen und etwas zurückgebogen.

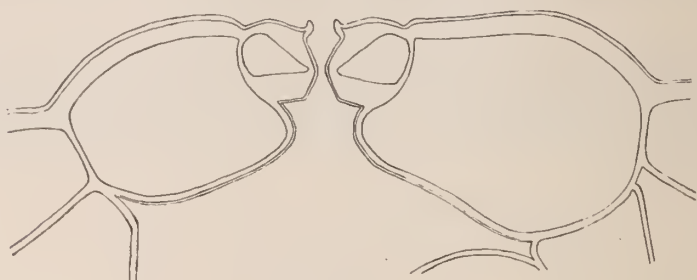


Fig. 98. Vergr. ca. 785.

Unterseits sind die äußeren Gelenke schärfer ausgeprägt als auf der Oberseite.



Fig. 99. Vergr. ca. 785.

Die Kutikula reicht als dünne Haut über die Innenwände der Nebenzellen.

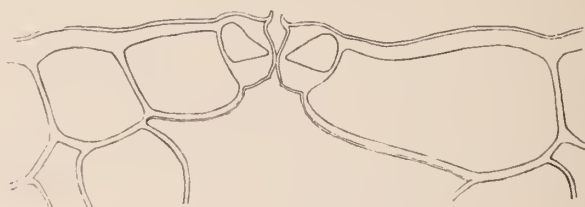


Fig. 100. Vergr. ca. 770.

Die Anzahl der etwas emporgehobenen Stomata beträgt oberseits 28, unterseits 67 auf 1 mm<sup>2</sup>, das Verhältnis also 1:2,4.

Auf der Oberseite der Laubblätter von *Pulmonaria officinalis* L. und *Lithospermum officinale* L. fand ich keine Spaltöffnungen.

### 3. Unterreihe *Verbenineae*.

#### **Labiatae.**

#### Unterf. *Stachyoideae*.

#### *Stachys officinalis* Trev.

Auf der unbehaarten Oberseite (Fig. 100) des Laubblattes stehen die Vorderhörnchen nach auswärts und bilden mit ihren



Fig. 101. Vergr. 770.

Zipfeln einen fast parallelwandigen Spalt; unterseits (Fig. 101) weichen die etwas stärkeren Vorderhörnchen nur wenig von der



Fig. 102. Vergr. 1130.

Horizontalrichtung ab. Der Vorhof hat oberseits eine geringere Weite, Hinterhof und Eisodialöffnung besitzen ungefähr gleiche Dimensionen wie unten.



Fig. 103. Vergr. 1130.

Die innere Atemhöhle wird von der Kutikula, soweit sie von den Neben- und Epidermiszellen begrenzt ist, ausgekleidet.

Es finden sich oberseits schätzungsweise auf 1 mm<sup>2</sup> 4, auf

der behaarten Unterseite 111 Stomata, welche mehr oder weniger emporgehoben sind.

*Stachys lanata* Jacq.

hat sehr stark behaarte Laubblätter. Die Spaltöffnungen der Unterseite (Fig. 103) sind meist höher emporgehoben, auch haben sie einen weiteren Vorhof und schwächer entwickelte Vorderhörnchen als die oberseitigen. Die Hörnchen lassen unterseits eine ansehn-

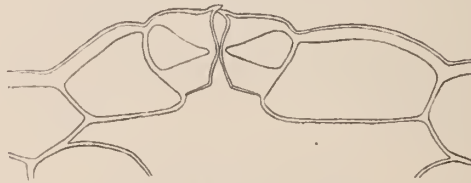


Fig. 104. Vergr. 1130.

liche Eisodialöffnung frei, während sie auf der Oberseite (Fig. 102) zusammenstoßen.

Die Kutikula ließ sich nur bis zu den Ansatzstellen der Nebenzellinnenwände an die Schließzellen verfolgen.

Ein nur einigermaßen genaues Zählen der Stomata war infolge der starken Behaarung nicht möglich.



Fig. 105. Vergr. 1130.

Keine Spaltöffnungen fand ich auf der Oberseite der Laubblätter von *Stachys silvatica* L. und *Stachys alpina* L.

*Hormium pyrenaicum* L.

Die Stomata der schwach behaarten Blattunterseite (Fig. 105) sind bedeutend höher emporgehoben als auf der kahlen Oberseite. Im Bau gleichen sich die beiderseitigen Schließzellen sehr, nur sind sie auf der Oberseite (Fig. 104) höher und der Vorhof weiter, auch greifen die stärker entwickelten Vorderhörnchen weiter übereinander als unterseits.

Die Kutikula reicht bis über die Innenwände der Schließzellen.

Auf der Oberseite sind auf 1 mm<sup>2</sup> 137, unterseits 488 Stomata vorhanden, im Verhältnis also 1 : 3,5.

Bei der zur selben Unterfamilie gehörigen *Mentha aquatica* L. fand ich oberseits keine Spaltöffnungen.



4. Unterreihe *Solanineae*.

**Scrophulariaceae.**

Unterf. *Pseudosolanoideae*.

*Verbascum nigrum* L.

Die wollig behaarten Laubblätter haben beiderseits etwas emporgehobene Spaltöffnungen mit gleich hohen Schließzellen. Die



Fig. 106. Vergr. ca. 1100.

Vorderhörnchen sind oberseits (Fig. 106) stark entwickelt und greifen übereinander, die etwas schwächeren der Unterseite (Fig. 107)



Fig. 107. Vergr. ca. 1100.

lassen eine ansehnliche Eisodialöffnung frei. Vor- und Hinterhöfe zeigen beiderseits etwa gleiche Weiten.

Die Kutikula läßt sich bis zu den Ansatzstellen der Innenwände der Nebenzellen an die Schließzellen verfolgen.

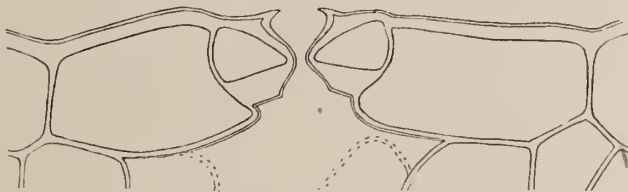


Fig. 108. Vergr. ca. 770.

Infolge der dichten Behaarung war eine annähernd genaue Bestimmung der Stomata nicht möglich.

Unterf. *Antirrhinoideae*.

*Pentastemon spectabilis*.

Das unbehaarte Blatt hat auf der Oberseite (Fig. 108) Spalt-

öffnungen, welche in der Höhe der Epidermis liegen, und deren gut entwickelte Vorderhörnchen wagerecht stehen. Unterseits (Fig. 109) sind die Stomata meist etwas emporgehoben und haben kürzere Vorderhörnchen, welche schräg nach außen stehen und eine weitere Eisodialöffnung frei lassen als oberseits. Vor- und



Fig. 109. Vergr. ca. 770.

Hinterhof haben beiderseits gleiche Ausdehnung, ebenso der Porus, trotzdem die Schließzellen der Unterseite etwas niedriger sind.



Fig. 110. Vergr. ca. 770.

Auf der Unterseite (Fig. 110) finden sich am Blattrande vereinzelt Spaltöffnungen, welche leicht eingesenkt erscheinen.



Fig. 111. Vergr. ca. 1130.

Die ziemlich starke Kutikula wird in den Vorderhörnchen etwas verdickt und läuft an der Innenwand der Nebenzellen zart aus.

Die Anzahl der Stomata auf 1 mm<sup>2</sup> beträgt oberseits 103, unterseits 167, das Verhältnis demnach 1 : 1,6.

Bei *Scrophularia nodosa* L. fand ich keine Spaltöffnungen auf der Oberseite des Blattes.

Unterf. *Rhinanthoideae*.

*Veronica spuria* L.

Die Stomata des kaum behaarten Blattes sind mehr oder weniger emporgehoben und haben auf der Oberseite (Fig. 111)



Fig. 112. Vergr. ca. 1130.

höhere Schließzellen, deren starke Vorderhörnchen etwas schräg und mit ihren Zipfeln steil nach auswärts stehen. Auf der Unterseite (Fig. 112) stehen die dünneren Vorderhörnchen wagerecht.



Fig. 113. Vergr. ca. 785.

und lassen eine weitere Eisodialöffnung frei, auch der Vorhof ist weiter, der Hinterhof aber enger.

Soweit die Wände der Neben- und Epidermiszellen an die innere Atemhöhle grenzen, werden sie von der Kutikula überzogen.



Fig. 114. Vergr. ca. 785.

Für die Oberseite ergaben sich 33 Stomata auf 1 mm<sup>2</sup>, für die Unterseite 347, also für das Verhältnis 1 : 10,5.

*Veronica longifolia* L.

Auch beim unbehaarten Laubblatt dieser Pflanze sind die Spaltöffnungen mehr oder weniger emporgehoben und haben die Vorderhörnchen auf der Oberseite (Fig. 113) kleine, nach außen

steil stehende Zipfel. Diese legen sich bei Spaltenschluß aneinander. Auf der Unterseite (Fig. 114) variiert die Eisodialöffnung und auch der Vorhof in der Weite ziemlich stark; dennoch sind Vorhof und auch der Hinterhof weiter als oberseits.

Die Kutikula zeigt den gleichen Verlauf wie bei *V. spuria*.



Fig. 115. Vergr. ca. 550.



Fig. 116. Vergr. ca. 550.

Auf 1 mm<sup>2</sup> kommen oberseits 23, unterseits 193 Spaltöffnungen, also im Verhältnis 1:8,4.

### *Digitalis purpurea* L.

Die filzig behaarten Laubblätter haben beiderseits emporgehobene Stomata; jedoch wechselt der Grad der Erhebung



Fig. 117. Vergr. ca. 550.

auf der Unterseite (Fig. 116—118) außerordentlich. Im allgemeinen wird der Vorhof umso weiter und der Hinterhof umso enger, je höher der Spaltöffnungsapparat liegt. Die Schließzellen der beiden Seiten gleichen einander sehr.

Die Kutikula reicht bis über die Innenwände der Schließzellen.



Fig. 118. Vergr. ca. 550.



Fig. 119. Vergr. ca. 550.

Auf der Oberseite (Fig. 115) finden sich 19, unterseits 90 Spaltöffnungen auf 1 mm<sup>2</sup>, also verhältnismäßig 1:4,7.

### *Digitalis lutea* L.

Die Spaltöffnungen der unbehaarten Laubblätter sind kaum emporgehoben und haben auf der Oberseite (Fig. 119) höhere Schließzellen. Die Vorderhörnchen sind viel stärker als bei *D.*



*purpurea* ausgebildet und lassen eine beiderseits gleiche Eisodialöffnung frei. Der Vorhof ist oberseits meist enger, der Hinterhof weiter als unterseits (Fig. 120).

Der Verlauf der Kutikula gleicht dem bei *D. purpurea*.



Fig. 120. Vergr. ca. 550.

Die Anzahl der Stomata auf  $1 \text{ mm}^2$  beträgt oberseits 10, unterseits 100, das Verhältnis also 1 : 10.

*Digitalis ambigua* Murr.

hat auf der Oberseite (Fig. 121) nur wenige, kaum emporgehobene Spaltöffnungen in der Nähe der Nerven, unterseits (Fig. 122) aber



Fig. 121. Vergr. ca. 770.

verschieden hoch gehobene über das ganze Blatt verteilt. Die Vorderhörnchen sind stark entwickelt und oberseits mit auswärts stehenden Zipfeln versehen. Der Porus, Vor- und Hinterhof ver-

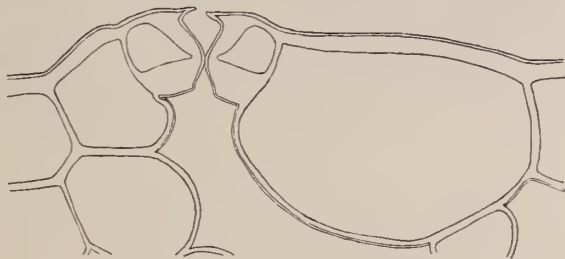


Fig. 122. Vergr. ca. 770.

halten sich wie bei *D. lutea*, die Eisodialöffnung dagegen ist oberseits enger.

Für die Oberseite läßt sich eine Zahl für  $1 \text{ mm}^2$  nicht berechnen, für die Unterseite beträgt sie 104.

Die Kutikula reicht über die Innenwände der Nebenzellen hinweg.

## Reihe Rubiales.

### Dipsacaceae.

#### *Dipsacus fullonum* L.

Die unbehaarten Blätter besitzen auf der Oberseite (Fig. 123) in Höhe der Epidermis liegende Spaltöffnungen mit höheren Schließzellen als auf der Unterseite (Fig. 124), deren Stomata etwas empor-



Fig. 123. Vergr. ca. 770.

gehoben sind. Die Vorderhörnchen sind oberseits länger und greifen übereinander, der Vorhof zeigt etwa gleiche Weite, der Hinterhof ist weiter und niedriger als unterseits.



Fig. 124. Vergr. ca. 770.

Die innere Atemhöhle ist, soweit sie von den Epidermiszellen begrenzt wird, von der Kutikula ausgekleidet.

Die Anzahl der Spaltöffnungen auf 1 mm<sup>2</sup> betrug oberseits 58, unterseits 119, das Verhältnis 1:2,0.



Fig. 125. Vergr. ca. 770.

#### *Knautia silvatica* Duby.

Auf der Laubblattoberseite (Fig. 125) liegen die Stomata in der Epidermisebene, auf der Unterseite (Fig. 126 und 127) teils ebenso, teils etwas emporgehoben. Der Porsus ist oberseits zwar etwas kürzer, aber Eisodialöffnung sowie Vor- und Hinterhof, auch

die Zentralspalte im geöffneten Zustand sind meist viel enger als unterseits.

Die Kutikula zeigt den gleichen Verlauf wie bei *Dipsacus fullonum*.

Oberseits finden sich auf 1 mm<sup>2</sup> 27, unterseits 55 Spaltöffnungen, also im Verhältnis 1:2,0.



Fig. 126. Vergr. ca. 770.

### Reihe Cucurbitales.

#### Cucurbitaceae.

##### *Momordica Elaterium*.

Auf der Blattoberseite (Fig. 128) liegen die nicht sehr zahlreichen Stomata in der Epidermisebene, auf der Unterseite (Fig.

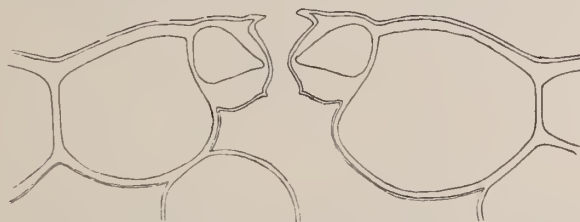


Fig. 127. Vergr. ca. 770.

129—131) finden sich neben wenig emporgehobenen auch sehr stark emporgehobene und zwischen diesen beiden Extremen alle möglichen Übergänge. In Bau und Weite der Eisodialöffnung, des



Fig. 128. Vergr. ca. 550.

Vor- und Hinterhofes gleichen sich die beiderseitigen Schließzellen sehr, nur sind sie auf der Oberseite höher und haben die sehr hoch gehobenen der Unterseite einen weiteren Vor- und engeren Hinterhof.

Die Kutikula konnte ich nur bis über die Innenwände der Schließzellen verfolgen.

*Cucumis sativus* L.

Auf der Oberseite (Fig. 132) stehen die Spaltöffnungen in der Nähe der Nerven dichter als auf der übrigen Blattfläche; ihre Zahl ist nur gering. Sie haben höhere Schließzellen, aber weiteren Vor- und Hinterhof. Auch berühren sich ihre Vorderhörnchen nicht



Fig. 129. Vergr. ca. 550.



Fig. 130. Vergr. ca. 550.

wie auf der Unterseite (Fig. 133), sondern lassen eine, wenn auch schmale Eisodialöffnung frei. Oberseits sind die Stomata kaum emporgehoben, unterseits liegen alle in der Höhe der Epidermis.



Fig. 131. Vergr. ca. 550.



Fig. 132. Vergr. ca. 1130.

Die Kutikula reicht beiderseits bis zu den Ansatzstellen der Nebenzellwände an die Innenwände der Schließzellen.

Es finden sich auf der Unterseite auf 1 mm<sup>2</sup> etwa 650 Spalt-



Fig. 133. Vergr. ca. 1130.



Fig. 134. Vergr. ca. 785.

öffnungen, auf der Oberseite treten sie sehr spärlich auf; das Verhältnis beträgt schätzungsweise ungefähr 1 : 17.

*Cucurbita Pepo* L.

Die Lagerung der Spaltöffnungen (Fig. 134—136) ist ebenso verschieden wie bei *Momordica Elaterium*; die Weite der Eisodialöffnung ist ebenfalls die gleiche, jedoch sind die Schließzellen auf der Oberseite (Fig. 134) niedriger und Vor- und Hinterhof enger als auf der Unterseite (Fig. 135). Auch ändert sich die Weite



von Eisodialöffnung und Vorhof auf der Unterseite mit der Höhe der Emporhebung wenig.

Der Verlauf der Kutikula gleicht dem bei *Momordica*.

Auf der etwas behaarten Oberseite finden sich auf 1 mm<sup>2</sup> 274 Stomata; auf der Unterseite sind sie infolge der dicht stehen-



Fig. 135. Vergr. ca. 785.

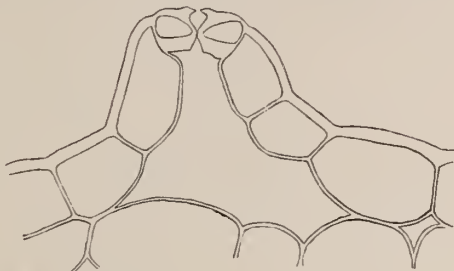


Fig. 136. Vergr. ca. 550.

den Haare mit verhältnismäßig großer Basis nur schwer zu zählen und etwa 450 auf 1 mm<sup>2</sup> vorhanden. Das Verhältnis stellt sich etwa auf 1:1,6.

Auf der Oberseite des Blattes von *Thladiantha dubia* Bunge fand ich keine Spaltöffnungen; auf der Unterseite finden sich wie



Fig. 137. Vergr. ca. 785.

bei *Momordica* und *Cucurbita* neben wenig auch stark emporgehobene Stomata.

### Reihe Campanulatae.

#### Compositae.

##### A. Tubiflorae.

##### *Solidago virga aurea* L.

hat auf beiden Blattseiten etwas emporgehobene Spaltöffnungen vom Trichtertypus. Die lichte Weite ist beiderseits gleich, die Vorderhörnchen sind jedoch oben stärker entwickelt (Fig. 137) und länger, so daß sie fast immer zusammenstoßen; unterseits (Fig. 138) lassen sie eine ansehnliche Eisodialöffnung frei. Auf beiden Seiten waren einzelne Stomata mit einer wachähnlichen Masse verstopft.

Die Kutikula bekleidet die Innenwände der Neben- und Schließzellen, soweit sie an die Atemhöhle grenzen.

Oberseits kommen auf  $1 \text{ mm}^2$  23, unterseits 85 Spaltöffnungen, also im Verhältnis 1:3,7.

*Inula Helenium* L.

Auf der Blattoberseite (Fig. 139) liegen die Stomata in Höhe der Epidermis, unterseits (Fig. 140) stark emporgehoben. In ihrer



Fig. 138. Vergr. ca. 785.

Form stellen sie eine Modifikation des typischen Trichtertyps dar, da ihre Vorderhörnchen zusammenstoßen. Auf der Oberseite sind diese in Zipfel ausgezogen, welche sich aneinanderlegen. Die lichte



Fig. 139. Vergr. ca. 750.

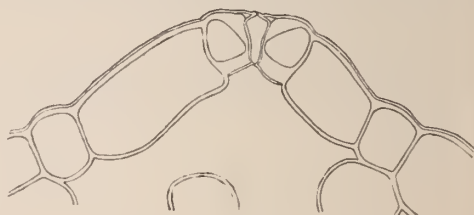


Fig. 140. Vergr. ca. 750.

Weite ist oberseits weiter, der Porus aber länger als unterseits.

Die Kutikula läuft beiderseits über die Innenwände der Schließzellen und sind die Vorderhörnchen kutinisiert.

Auf der unbehaarten Oberseite finden sich auf  $1 \text{ mm}^2$  120



Fig. 141. Vergr. ca. 885.

Stomata. Auf der ganz dicht behaarten Unterseite sind sie kaum zu zählen; annähernd ist die gleiche Anzahl vorhanden.

*Buphthalmum salicifolium* L.

Die beiderseits emporgehobenen Spaltöffnungen zeigen den Trichtertypus. Bei etwa gleicher Ausbildung der Vorderhörnchen ist die lichte Weite oberseits (Fig. 141) viel geringer, so daß nur

eine schmale Eisodialöffnung frei bleibt; der Porus zeigt beiderseits gleiche Höhe

Der Verlauf der Kutikula ist der gleiche wie bei *Inula*.

Auf der Oberseite stehen die Stomata an den Nerven viel



Fig. 142. Vergr. ca. 885.

dichter als auf der übrigen Fläche; auf der Unterseite (Fig. 142) kommen 268 auf 1 mm<sup>2</sup>.

### *Helianthus annuus* L.

Die Laubblätter haben Spaltöffnungen mit schließbarer Zentralspalte, welche unterseits wenig emporgehoben sind. Eisodialöffnung



Fig. 143. Vergr. ca. 1100.

und Vorhof sind (Fig. 143) oberseits enger, sonst gleichen sich die Stomata der beiden Seiten sehr (Fig. 143 und 144).

Die Kutikula zeigt den gleichen Verlauf wie bei *Inula*.

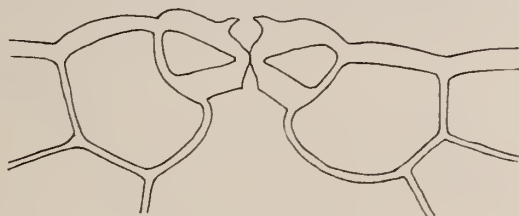


Fig. 144. Vergr. ca. 1100.

Nach Weiß beträgt die Anzahl der Spaltöffnungen auf 1 mm<sup>2</sup> oberseits 175, unterseits 325, das Verhältnis 1:1,8.

### *Coreopsis grandiflora* Nutt.

Die unbehaarten Blätter tragen beiderseits Stomata vom Trichtertypus, welche unterseits etwas emporgehoben sind. Die

lichte Weite und auch die Eisodialöffnung oberseits (Fig. 145) sind enger. Die Vorderhörnchen sind auf der Unterseite (Fig. 146) länger und stärker entwickelt. Der Porus hat beiderseits gleiche Höhe.

Die Kutikula verstärkt sich in den Vorderhörnchen und reicht bis über die Innenwände der Schließzellen.



Fig. 145. Vergr. ca. 770.

Auf der Oberseite finden sich 64, auf der Unterseite 71 Stomata auf 1 mm<sup>2</sup>, im Verhältnis also 1:1,1.

#### *Bidens pilosus* L.

Die Spaltöffnungen des Laubblattes weisen gleichfalls den Trichtertypus auf. Unterseits (Fig. 148) sind sie emporgehoben



Fig. 146. Vergr. ca. 770.

und stehen die wagerechten Vorderhörnchen weit auseinander. Auf der Oberseite (Fig. 147) stehen diese schräg nach außen und legen

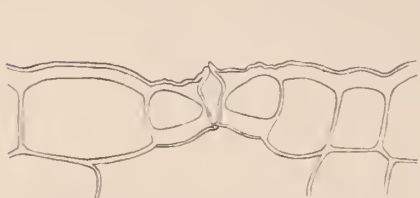


Fig. 147. Vergr. ca. 770.



Fig. 148. Vergr. ca. 770.

sich aneinander, wodurch der Porus bedeutend länger wird; die lichte Weite ist viel geringer als unterseits.

Die Kutikula verhält sich ähnlich wie bei *Corcopsis*.

Auf 1 mm<sup>2</sup> finden sich oberseits 50, unterseits 185 Spaltöffnungen, also im Verhältnis 1:3,7.



*Tagetes erectus* L.

Nur auf der Unterseite (Fig. 150) sind die Stomata emporgehoben. Beiderseits sind die Vorderhörnchen gleich stark entwickelt und der Porus gleich hoch. Oberseits (Fig. 149) ist die lichte Weite des Trichters und somit die Eisodialöffnung enger.

In ihrem Verhalten gleicht die Kutikula der von *Coreopsis*.

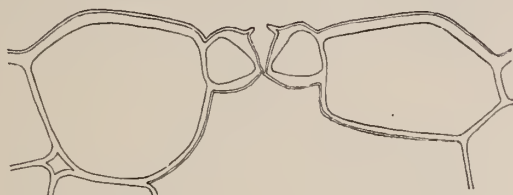


Fig. 149. Vergr. ca. 770.

Die Blätter sind unbehaart und haben auf der Oberseite auf 1 mm<sup>2</sup> 53, auf der Unterseite 110 Stomata, also im Verhältnis 1 : 2.

*Chrysanthemum vulgare* (L.) Bernh.

hat auf beiden Blattseiten Spaltöffnungen vom Trichtertyp, deren



Fig. 150. Vergr. ca. 770.

Vorderhörnchen zusammenstoßen und deren lichte Weite beiderseits gleich ist. Auf der Unterseite sind die Stomata jedoch etwas emporgehoben.

Ihre Anzahl beträgt für 1 mm<sup>2</sup> oberseits 55, unterseits 68, und das Verhältnis 1 : 1,2.

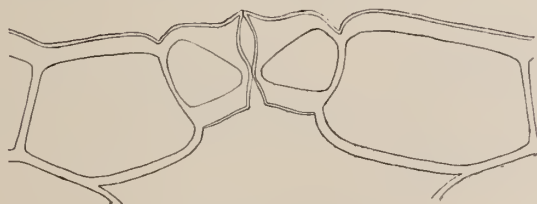


Fig. 151. Vergr. ca. 770.

*Petasites niveus* Baumg.

Warncke schreibt darüber (Seite 27): „Die Spaltöffnungen der Ober- und Unterseite des Laubblattes zeigen große Ähnlichkeit

miteinander. Der Vorhof, dessen Hörnchen gut ausgebildet sind, ist ziemlich geräumig. Die Zentralspalte liegt ziemlich tief, und unter ihr wird noch ein sehr kleiner Hinterhof ausgebildet. Innen- und Außenwände sind gerade und laufen parallel zu einander.“ Der Unterschied zwischen den Stomata der stark behaarten Unter- und geringer behaarten Oberseite besteht nach Warncke nur in der Größe und tieferen Einsenkung der oberseitigen Schließzellen.

Hiermit stehen meine Befunde im Widerspruch. Auf der Oberseite (Fig. 151) ist der Vorhof zwar hoch, aber nicht sehr



Fig. 152. Vergr. ca. 770.

weit; auf der Unterseite kommt es überhaupt nicht zu einer Gliederung des Porus, sondern die Stomata zeigen, wie auch Hryniewiecki (II. Seite 597 und Tafel XXVIII, Fig. 32) angibt und abbildet, den Schwimmblatttypus. Auch sind die Außenwände der Schließzellen nicht gerade, sondern etwas gebogen, und kann man von einer Einsenkung auf der Oberseite kaum reden. Auf der Unterseite sind die Spaltöffnungen sogar ziemlich hoch emporgehoben, und es rückt hier die Ansatzstelle der Nebenzellaußenwand häufig bis in die Mitte des dünnen Teiles der Rückenwand.



Fig. 153. Vergr. ca. 770.

Die Kutikula konnte ich nur bis zu den Innenwänden der Schließzellen verfolgen.

Genaue Zahlenangaben ließen sich infolge der Behaarung nicht gewinnen. Oberseits sind etwa 55 Stomata auf 1 mm<sup>2</sup>, unterseits mehr vorhanden, aber auch eine nur einigermaßen genauere Zahl ließ sich nicht feststellen.

### *Carlina acaulis* L.

Die Spaltöffnungen sind auf beiden Seiten des Blattes etwas emporgehoben und gehören dem Trichtertypus an. Die Vorderhörnchen sind sehr lang und lassen unterseits eine nicht sehr weite

Eisodialöffnung frei; oberseits stoßen sie zusammen (Fig. 153). Der Porus ist beiderseits gleich hoch, die lichte Weite aber oberseits (Fig. 154) geringer.

Die Vorderhörnchen werden fast nur von der Kutikula gebildet; sie überzieht die Innenwände der Neben- und Epidermiszellen.

Es finden sich auf 1 mm<sup>2</sup> oberseits 32, unterseits 72 Stomata, also im Verhältnis 1:2,2.

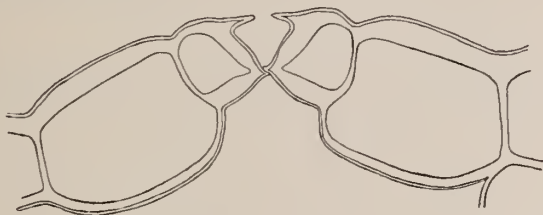


Fig. 154. Vergr. ca. 770.

*Cirsium arvense* (L.) Scop.

Auf der Oberseite (Fig. 155) des schwach behaarten Blattes erscheinen die Spaltöffnungen, deren lichte Trichterweite nur gering ist, etwas eingesenkt. Die Vorderhörnchen sind sehr stark ent-



Fig. 155. Vergr. ca. 770.

wickelt und stehen schräg nach außen, berühren sich aber nicht. Auf der Unterseite (Fig. 156) sind die Stomata leicht emporgehoben. Ihre Vorderhörnchen stehen fast wagerecht und sind weniger ent-



Fig. 156. Vergr. ca. 770.

wickelt. Die lichte Weite sowie die Eisodialöffnung ist bedeutend weiter als oberseits und der Porus niedriger.

Die Kutikula reicht ebenso tief in die Atemhöhle wie bei *Carlina*, Vorder- und Hinterhörnchen sind kutinisiert.

Auf der Oberseite sind 28, auf der Unterseite 140 Stomata auf 1 mm<sup>2</sup> vorhanden, im Verhältnis 1:5.

*Cirsium heterophyllum* (L.) All.

Die Lage der Spaltöffnungen auf der kahlen Ober- und der dicht behaarten Unterseite der Laubblätter gleicht der bei *C. arvense*. Der Porus ist oberseits (Fig. 157) gleichfalls höher, die lichte Weite jedoch auf beiden Seiten gleich. Die Vorderhörnchen sind unterseits (Fig. 158) nur schwach entwickelt, oberseits aber stärker und in Zipfel ausgezogen, welche sich auswärts aneinanderlegen.



Fig. 157. Vergr. ca. 785.

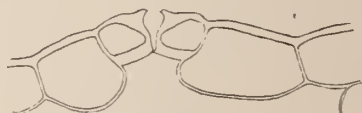


Fig. 158. Vergr. ca. 785.

Der Verlauf der Kutikula vollzieht sich wie bei *C. arvense*, die Vorderhörnchen sind gleichfalls kutinisiert.

Es finden sich auf der Oberseite auf 1 mm<sup>2</sup> 36 Stomata, auf der Unterseite schätzungsweise 550; genau lassen sie sich hier in-



Fig. 159. Vergr. ca. 770.

folge der dichten Behaarung kaum zählen. Das Verhältnis beträgt also etwa 1 : 15.

*Centaurea montana* L.

Die Spaltöffnungen sind etwas emporhoben und zeigen den Trichtertypus. Bei etwas längeren Vorderhörnchen ist die lichte



Fig. 160. Vergr. ca. 770.

Weite und dementsprechend die der Eisodialöffnung auf der Oberseite geringer (Fig. 159). Der Porus ist oberseits höher. Die Außenwände der Schließzellen sind teilweise dünner als die der benachbarten Epidermiszellen.



Die Kutikula reicht beiderseits über die Innenwände der Nebenzellen hinweg.

Da das Material stellenweise kollabiert war, ließen sich genauere Zahlenangaben nicht gewinnen. Jedoch scheint die Zahl auf der Unterseite (Fig. 160) größer zu sein.

*Centaurea rha ponticum* L.

Das Laubblatt hat auf seiner sehr dicht behaarten Unterseite (Fig. 162) etwas höher emporgehobene Spaltöffnungen als auf der



Fig. 161. Vergr. ca. 1130.

kahlen Oberseite. Diese gehören aber nicht zum Trichtertypus, sondern schließen ihre Zentralspalte und bilden Vor- und Hinterhof aus. Letzterer ist beiderseits etwa gleich weit, ersterer (Fig. 161) oberseits enger. Hier werden auch die Vorderhörnchen stärker ausgebildet und stoßen zusammen; auch die Schließzellen sind höher.

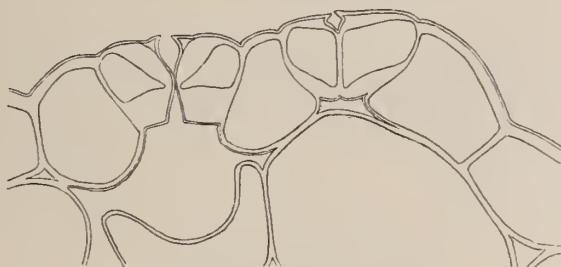


Fig. 162. Vergr. ca. 1130.

Die Kutikula bekleidet die Innenwände der Neben- und Epidermiszellen; die Vorderhörnchen sind kutinisiert.

Die Anzahl der Stomata auf 1 mm<sup>2</sup> beträgt oberseits 61, unterseits schätzungsweise, da genaueres Zählen nicht möglich, 375 und das Verhältnis etwa 1:6.

Bei *Artemisia vulgaris* L., *Senecio nemorensis* L. und *Cirsium oleraceum* (L.) Scop. fand ich oberseits keine Stomata.

*B. Liguliflorae.**Taraxacum officinale* Web. et Wigg.

Die Spaltöffnungen auf der Oberseite (Fig. 163) des unbehaarten Blattes sind etwas weniger emporgehoben als auf der



Fig. 163. Vergr. ca. 1130.

Unterseite (Fig. 164). Alle gehören dem Trichtertyp an und haben gleiche lichte Weite und Poruslänge. Die stark entwickelten Vorderhörnchen sind oberseits länger und dünner, also die Eisodialöffnung enger.

Die Kutikula füllt die Vorderhörnchen fast aus und reicht bis

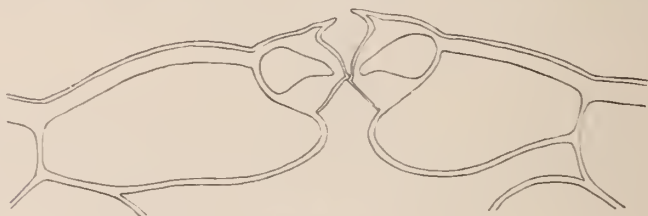


Fig. 164. Vergr. ca. 1130.

zu den Ansatzstellen der Nebenzellen an die inneren Schließzellwände.

Auf der Oberseite finden sich auf 1 mm<sup>2</sup> 126, unterseits 212 Stomata, also im Verhältnis 1:1,7.

Auf der Blattoberseite von *Prenanthes purpurea* L. fand ich keine Spaltöffnungen.

**III. Allgemeines.**

Sucht man bei der Gesamtheit der besprochenen Pflanzen nach durchgreifenden Unterschieden zwischen den Spaltöffnungsapparaten der beiden Blattseiten, so fällt auf, daß starke Unterschiede in der Anordnung der Schließzellen in bezug auf die Epidermisebene nur selten zu finden sind, z. B. bei *Vicia Cracca* L., *Cucurbita pepo* L., *Inula Helenium* L., *Momordica Elaterium*, *Impatiens glanduligera* Lindl. und einigen anderen. Es waren überhaupt nur bei nicht ganz 37% der untersuchten Pflanzen die Spaltöffnungen auf der Blattoberseite tiefer gelagert,

wobei diese Erscheinung durch Einsenkung der Schließzellen unter das Niveau der Epidermis oder durch weniger starke Emporhebung über dieselbe zum Ausdruck kommen konnte. In einem Falle, bei *Dianthus Caryophyllus* L., fand sich auf der Oberseite der Spaltöffnungsapparat in der Epidermisebene, auf der Unterseite jedoch eingesenkt. Ich glaube, daß dies damit zusammenhängt, daß die Oberseite des steil aufgerichteten Blattes am zweiten Knoten viel geschützter liegt als die Unterseite. Eine Stütze erhält diese Ansicht durch die Tatsache, daß bei den schräg stehenden Blättern am fünften Knoten die Spaltöffnungen auf der Oberseite eingesenkt waren.

Richtet man nun sein Augenmerk auf den feineren Bau der Spaltöffnungen, so findet man auch hier keine völlig durchgreifenden Unterschiede zwischen den beiden Blattseiten. Wohl aber läßt sich bei der überwiegenden Mehrzahl, 67%, eine geringere Weite der Eisodialöffnung auf der Oberseite feststellen. Bei 24% aller untersuchten Pflanzen steigert sich diese Verengung der Eisodialöffnung oberseits zu einer völligen Verschließbarkeit. Auffallend ist, daß bei 27% der untersuchten Pflanzen die Vorderhörnchen auf der Oberseite steil nach auswärts stehen und die Eisodialöffnung meist als engen Kanal ausbilden.

Die lichte Weite bzw. die Weite des Vorhofes ist bei 50,5% oberseits geringer als auf der Unterseite. Bei der Mehrzahl dieser Fälle ist die Eisodialöffnung auf der Oberseite ebenfalls enger. Beiderseits gleiche Weite hat der Vorhof bei 28,5% und nur bei 13,5% ist er oberseits weiter.

Die Ausbildung der Hinterhörnchen weicht bei dem untersuchten Material auf beiden Seiten kaum voneinander ab. Beiderseits entspricht einem weiteren Hinterhof in der Regel auch eine weitere Opisthialöffnung.

Bei nur 20% findet sich auf der Oberseite ein engerer Hinterhof, wenn man die nach dem Trichtertypus gebauten Spaltöffnungen bei der Berechnung ausläßt. Bei etwa 31% aller Pflanzen ist beiderseits ein gleich weiter und bei 24% oberseits ein weiterer Hinterhof vorhanden.

Einer geringeren Weite des Vorhofes auf der Oberseite entspricht nicht immer eine geringere Weite des Hinterhofes. Am häufigsten finden sich die Kombinationen:

- 1) Vorhof oberseits enger, Hinterhof oberseits weiter, etwa 19%,
- 2) Vor- und Hinterhof beiderseits gleich weit, ungefähr 19%,
- 3) Vor- und Hinterhof oberseits enger als unterseits 13%,
- 4) Vorhof oberseits enger, Hinterhof beiderseits gleich 11%.

Die übrigen Kombinationen treten nur in geringerer Anzahl auf.

Nur in 2 Fällen, bei *Gypsophila repens* L. und *Petasites niveus* Baumg., schließt sich die Zentralspalte auf der Unterseite auch bei völliger Plasmolyse nicht, wohl aber auf der Oberseite. Auf beiden Seiten stoßen die Vorderhörnchen zusammen.

Ferner kann man bei etwa 53% der Fälle auf der Oberseite einen höheren Porus beobachten. Bei etwa 35% ist er beiderseits gleich hoch und nur bei 11% oberseits niedriger.

Außerordentlich variabel ist die Weite der Eisodialöffnung, sowie des Vor- und Hinterhofes bei *Digitalis purpurea* L. und *Eryugium plouum* L.; ferner schwankt bei *Rumex scutatus* L. und *Petasites nirens* die Weite von Vor- und Hinterhof sowie die maximale Öffnungsweite der Zentralspalte sehr stark und bei *Laserpitium latifolium* L. sind Vorhof und Eisodialöffnung auf der Unterseite sehr verschieden groß.

Die an Flächenschnitten zur Weite senkrecht gemessene Länge der Eisodialöffnung, Zentralspalte, Opisthialöffnung sowie des Vor- und Hinterhofes fand ich auf beiden Seiten gleich oder im gleichen Sinne größer oder kleiner als die Weite.

Im folgenden soll nun untersucht werden, inwiefern die Transpiration durch die beschriebenen Unterschiede des ober- und unterseitigen Porus beeinflusst wird.

Eine Übersicht über den Stand der Frage der Beziehungen zwischen der Transpiration und den Spaltöffnungen bis 1862 gibt Unger. Er selbst kommt zu der Ansicht, daß die Bedeutung der Spaltöffnungen physiologisch in der Regulierung des Gasaustausches, insbesondere der Abgabe von Wasserdampf liegt.

Pfitzer beschäftigt sich unter anderem auch mit der Einsenkung der Stomata und glaubt, daß diese unter allen Umständen, gleichgültig ob die atmosphärische Luft bewegt oder ruhig ist, die Transpiration verringert.

Tschirch dagegen kommt nach seinen Untersuchungen über diesen Gegenstand zu der Überzeugung, daß es sich bei Ausbildung einer äußeren Atemhöhle vor allen Dingen um die Herstellung eines windstillen Raumes handelt.

Volkens sagt, daß durch Einsenkung der Spaltöffnungen, Haarbildungen und Einrollen der Blattspreite neben der stomatären Verdunstung auch die kutikulare Transpiration der Schließzellen bei geschlossener Spalte herabgesetzt wird, da in diesem Falle der atmosphärischen Luft der unmittelbare Zutritt zur Zentralspalte und den dünnen Bauchwänden der Schließzellen verwehrt ist.

Blackman kommt zu dem Schlusse, daß unter normalen Bedingungen die kutikulare Abgabe von Gasen keinen erheblichen Anteil am Gasaustausch hat, sondern daß dieser fast ausschließlich durch die Spaltöffnungen stattfindet.

Auch Pfeffer hält es für sicher, daß die Bewegung des Wasserdampfes durch Einsenkung der Spaltöffnungen, besonders wenn eine enge Eisodialöffnung hinzukommt, verzögert wird.

Derselben Ansicht ist Haberlandt, nur kann nach ihm „der windstille Hohlraum über den Spaltöffnungen auch durch Erweiterung des Vorhofes geschaffen“ werden, z. B. bei *Cypripedium renustum* u. a.

Dieselbe Deutung gibt Menz den merkwürdigen Vorhöfen beim Laubblatt von *Melaleuca acerosa*.

Brown und Escombe nahmen auf Grund von Versuchen mit durchlöcherten dünnen Scheidewänden an, daß die stomatäre



Verdunstung sich wie ein freier Diffusionsvorgang vollzieht, und bringen die Beziehungen zwischen den Dimensionen des Spaltöffnungsapparates, der Spannungsdifferenz des Wasserdampfes und anderer beteiligter Größen rechnermäßig zum Ausdruck.

Auf Grund dieser Arbeit hat sich Renner mit dem Problem der eingesenkten Spaltöffnungen beschäftigt und für diese Formeln aufgestellt, welche dartun, daß die Einsenkung bei jedem Bewegungszustand der atmosphärischen Luft eine Verminderung der Transpiration veranlaßt, sofern nur die Luft in der äußeren Atemhöhle ruhig bleibt. Damit erscheint die zuerst von Tschirch ausgesprochene Ansicht über die Bedeutung des windstillen Hohlraumes über den Schließzellen theoretisch begründet. Für die bekannte Emporhebung der Spaltöffnungen bei dichter Behaarung glaubt Renner als Grund die Notwendigkeit der Verlagerung der Eisodialöffnung in weniger wasserdampfhaltige Luftschichten, in welchen ein genügend starkes Diffusionsgefälle erreichbar ist, annehmen zu müssen.

Die Menge des Wasserdampfes, welche in der Zeiteinheit durch einen Spaltöffnungsapparat hindurchdiffundiert, ist nach Brown und Escombe und Renner (Flora 1910, p. 462) proportional der Spannungsdifferenz des Wasserdampfes in der inneren Atemhöhle und der atmosphärischen Luft sowie dem Diffusionskoeffizienten und hängt von der Temperatur ab. Ferner ist die Diffusionsmenge proportional der Querschnittsfläche des Porus und umgekehrt proportional der Porushöhe.

Die Wirkung einer äußeren Atemhöhle ist demnach eine zweifache, indem sie einmal die zu durchströmende Röhre verlängert und dadurch den Austritt des Wasserdampfes verzögert und ferner die Spannungsdifferenz des Wasserdampfes zwischen Opisthial- und Eisodialöffnung vermindert.

Bei jeder Spaltöffnung bewirkt, wie sich aus den vorstehenden Beziehungen ergibt, jede Verengerung der Porusquerschnitte eine Verkleinerung der Diffusionsmenge. Durch eine Verlängerung der Porushöhe wird die Menge des diffundierenden Wasserdampfes ebenfalls herabgesetzt.

Ebenso wird unter sonst gleichen Umständen eine Vergrößerung auch nur eines Teiles des Porusquerschnittes oder eine Verkürzung der Porushöhe die Transpiration vermehren.

Berücksichtigt man nun bei den einzelnen Objekten die verhältnismäßige Weite aller Porusabschnitte bzw. die Höhe des Porus, so findet man bei fast 51% auf der Oberseite die Verengerung eines oder mehrerer Teile oder die Verlängerung des Porus, während die anderen Teile den analogen der Unterseite gleich bleiben. In diesen Fällen ist demnach die Wasserdampf-abgabe der Spaltöffnungen der Oberseite eine geringere. Die Verengerung der Eisodialöffnung und die Verlängerung der Porushöhe auf der Oberseite kann, wie schon früher erwähnt, durch die schräg nach auswärts gerichteten Vorderhörnchen bewirkt werden. In einzelnen Fällen verlaufen diese parallel und lassen bei geöffneter

Spalte nur eine enge, kanalförmige Eisodialöffnung frei, wodurch die Transpiration besonders stark herabgesetzt werden dürfte.

Wie früher erwähnt wurde, ist der Hinterhof in 24% der untersuchten Fälle auf der Oberseite weiter wie unterseits. Dem steht aber gegenüber, daß oberseits bei etwa 10% ein höherer Porus, eine engere Eisodialöffnung und ein engerer Vorhof auftreten, bei 4% ein höherer Porus und eine engere Eisodialöffnung und bei je 2,5% ein höherer Porus und ein engerer Vorhof bzw. eine engere Eisodialöffnung und ein engerer Vorhof. Wir können somit annehmen, daß auch in diesen Fällen die Transpiration durch die oberseitigen Spaltöffnungen eine geringere ist als unterseits.

In den Fällen, in welchen der Vorhof auf der Oberseite weiter ist (13,5%), tritt manchmal ein höherer Porus, ein engerer Hinterhof und eine engere Eisodialöffnung auf. In einem Falle (*Kitabelia vitifolia* W.) fanden sich auf der Oberseite ein weiterer Vorhof, aber ein höherer Porus und ein engerer Hinterhof. Auch in dieser Gruppe ist auf eine geringere oberseitige Transpiration zu schließen.

An den vom zweiten Knoten stammenden Blättern findet sich bei *Dianthus Caryophyllus* L. bei beiderseits gleicher Anzahl der Spaltöffnungen auf der Oberseite zwar ein engerer Hinterhof, aber eine weitere Eisodialöffnung und ein weiterer Vorhof. Ich möchte dieses größere Transpirationsvermögen der oberseitigen Stomata, wie schon früher erwähnt, dadurch begründen, daß die Oberseite des steil aufgerichteten Blattes weniger der Transpirationsgefahr ausgesetzt ist als die Unterseite, auf welcher die Stomata sogar noch eingesenkt sind. Zuzufolge der geringeren Steilheit des Blattes liegen die Verhältnisse am fünften Knoten wesentlich anders. Hier sind die Eisodialöffnung und der Vorhof beiderseits fast gleich weit.

Einem kürzeren Porus auf der Oberseite stehen in zwei Fällen (*Cytisus sessilifolius* und *Knautia silvatica*) ein engerer Vor- und Hinterhof sowie eine engere Eisodialöffnung gegenüber, in einem (*Cucurbita Pepo*) Falle ein engerer Vor- und Hinterhof. Auch für diese Fälle ist anzunehmen, daß die Stomata auf der Oberseite weniger transpirieren als die unterseitigen.

In zwei Fällen (*Eryngium alpinum* und *Bupleurum falcatum*) ist oberseits bei engerer Eisodialöffnung und engerem Vorhof ein kürzerer Porus und ein weiterer Hinterhof vorhanden.

Ferner steht bei *Cytisus scoparius* einem kürzeren Porus ein engerer Vorhof gegenüber und bei *Saponaria officinalis* L. einem weiteren Vor- und Hinterhof auf der Oberseite ein höherer Porus.

Diese Fälle, in welchen ober- und unterseitige Spaltöffnungen gleich stark transpirieren dürften, bilden den Übergang zu den zwei jetzt zu besprechenden Beispielen, in welchen die Stomata der Oberseite mehr Wasserdampf abgeben dürften als die der Unterseite.

Bei *Caltha palustris* L. findet man bei beiderseits gleicher Anzahl von Spaltöffnungen auf 1 mm<sup>2</sup> oberseits neben einer weiteren Eisodialöffnung auch einen weiteren Vor- und Hinterhof als unterseits. Die Spaltöffnungen dieser Pflanze schließen sich, wenn überhaupt, so nur durch die Vorderhörnchen. Dieses Verhalten wird

dadurch, daß *Caltha* ausschließlich an sehr feuchten Standorten gedeiht, ohne weiteres verständlich. Der bessere Schutz der Unterseite hängt dann vielleicht gar nicht mit der Transpiration zusammen, sondern könnte ein Schutzmittel gegen kapillare Verstopfung durch Wasser darstellen. Tatsächlich sind die Blattunterseiten in Sumpfen usw. der Benetzung leichter ausgesetzt als die Oberseiten.

Bei *Vicia Cracca* L. ist oberseits die Eisodialöffnung, der Vor- und Hinterhof weiter und der Porus viel kürzer und außerdem die Zahl der Stomata bedeutend größer als unterseits (128 : 21). Allerdings sind die Spaltöffnungen auf der Oberseite ziemlich tief eingesenkt, während sie auf der Unterseite in der Epidermisebene liegen. Ich glaube, daß das zweifellos größere Transpirationsvermögen der oberseitigen Stomata weniger mit der Einsenkung zusammenhängt als hauptsächlich mit der Tatsache, daß sich die Blättchen von *Vicia Cracca* bei starker Beleuchtung und Erwärmung durch die Sonnenstrahlen mit den Oberseiten aneinanderlegen. Hierdurch werden die oberseitigen Stomata vor zu starker Transpiration geschützt, und zahlreiche ungeschützte Spaltöffnungen der Unterseite würden bei dieser Blattstellung eine Gefahr für die Pflanze bedeuten.

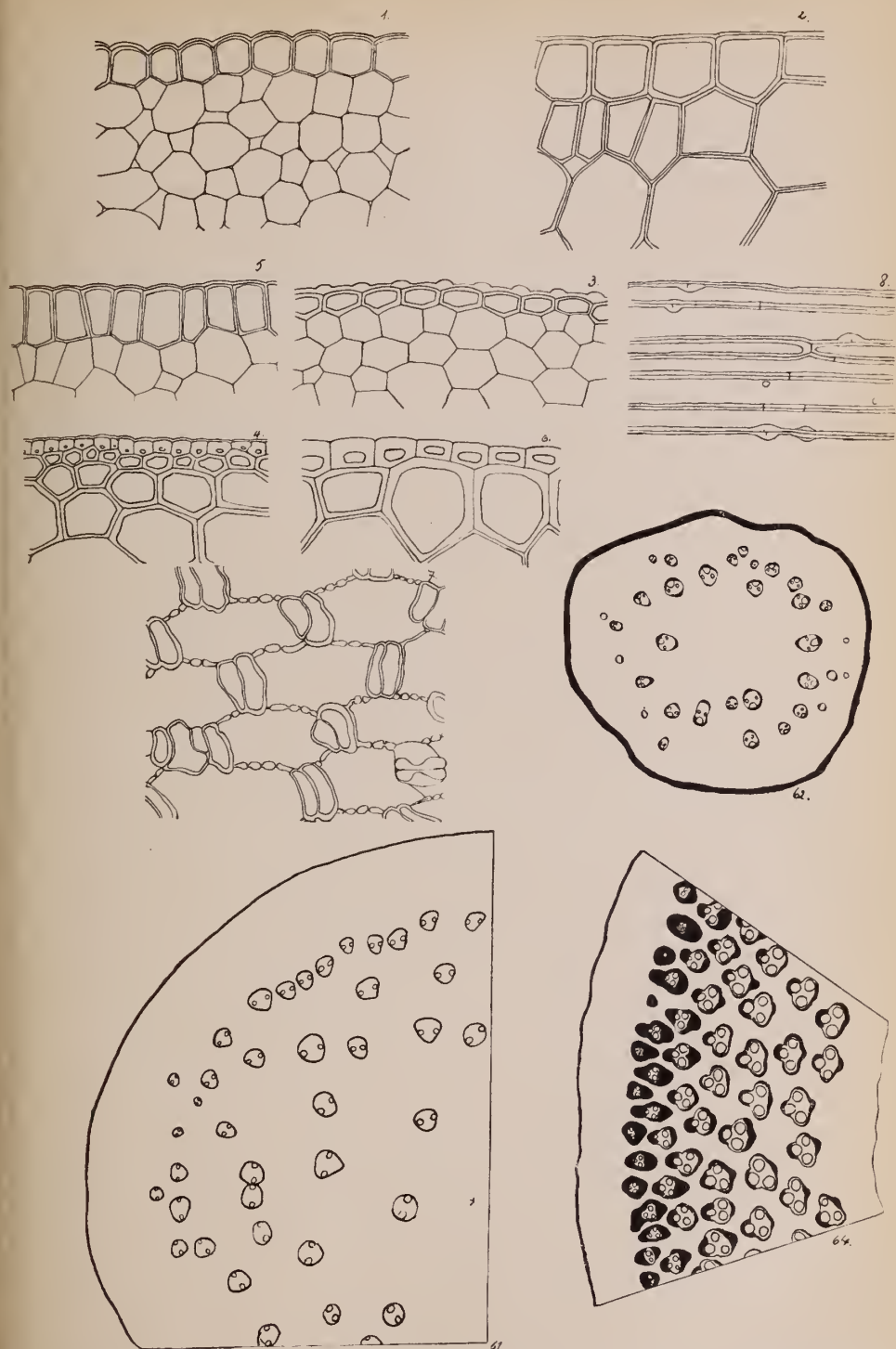
Man sieht also, daß die Pflanze außer der Einsenkung und der Beschränkung der Anzahl der Spaltöffnungen auf der Blattoberseite noch über andere Hifsmittel verfügt, um ein Übermaß der stomatären Transpiration der Blattoberseite zu verhindern. Diese Mittel bestehen in der Verengerung der einzelnen Porusquerschnitte und in der Verlängerung der Porushöhe. Sie können einzeln oder zu mehreren gleichzeitig auftreten und auch mit der geschützteren Lagerung und Beschränkung der Anzahl der Stomata auf der Oberseite kombiniert sein. Auf der Oberseite treten derart fast ausnahmslos Spaltöffnungen auf, deren Transpirationsvermögen im Vergleich zu denen der Unterseite geringer ist.

## Zitierte Literatur.

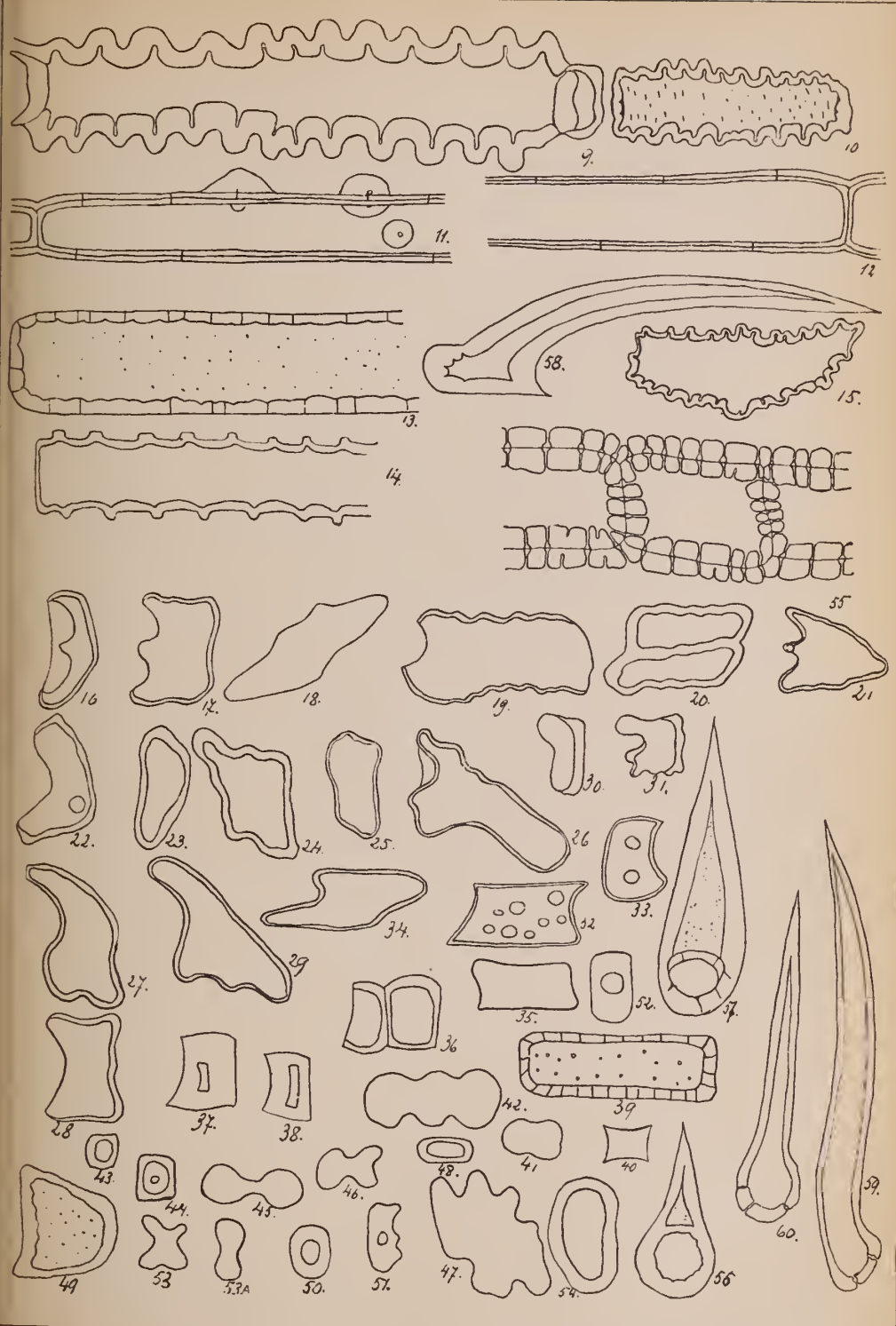
- Blackmann, F. F., Philos. Trans. Roy. Soc. of London. Ser. B. Vol. 186. 1895.  
 Brown, H. T., et Escombe, F., Static diffusion of gases and liquids in relation to the assimilation of carbon and translocation in plants. (Philos. Trans. Roy. Soc. of London. Ser. B. Vol. 193. 1900.)  
 Buck, P. D., Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Durchlüftungssystems. [Inaug.-Diss.] Freiburg (Schweiz) 1912.  
 Haberlandt, G., Physiologische Pflanzenanatomie. 4. Aufl. Leipzig 1904.  
 Hryniewiecki, B., Ein neuer Typus der Spaltöffnungen bei den Saxifragaceen. (Bull. de l'Acad. des Sc. de Cracovie. Cl. d. sc. math. et nat. Sér. B. 1912.)  
 Derselbe, Anatomische Studien über die Spaltöffnungen bei den Dikotylen. (Bull. d. l'Acad. des Sc. de Cracovie. Cl. d. sc. math. et nat. Sér. B. 1912.)

- Menz, J., Über die Spaltöffnungen der Assimilationsorgane und Perianthblätter einiger Xerophyten. (Ber. d. Wien. Ak. d. Wiss., Math.-naturw. Kl. Bd. CXIX. Abt. I. 1910.)
- Pfeffer, Pflanzenphysiologie. Bd. I. Leipzig 1897.
- Pfitzer, Beiträge z. Kenntniss der Hautgewebe der Pflanzen. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. VII. 1870.)
- Renner, O., Beiträge zur Physik der Transpiration. (Flora. Bd. C. 1910.)
- Schellenberg, H. C., Beiträge zur Kenntniss von Bau und Funktion der Spaltöffnungen. (Bot. Ztg. Abt. I. 1896. H. X.)
- Thomson, Treatise on vegetable physiology (zitiert bei Weiß).
- Tschirch, A., Über die Beziehungen des anatomischen Baues der Assimilationsorgane zu Klima und Standort, mit spezieller Berücksichtigung des Spaltöffnungsapparates. [Inaug.-Dissert.] (Freiburg i. Bad. 1880 u. Linnaea. N. F. Bd. IX. 1881.)
- Unger, Beiträge zur Anatomie der Pflanzen. IX. Neue Untersuchungen über die Transpiration der Pflanzen. (Ber. d. Wien. Akad. d. Wiss., Math.-naturw. Kl. Bd. XLV. Abt. I. 1862.)
- Volkens, Die Flora der ägyptisch-arabischen Wüste. 1887.
- Warncke, F., Neue Beiträge zur Kenntniss der Spaltöffnungen. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. L. 1912.)
- Weiß, A., Untersuchungen über die Zahlen- und Größenverhältnisse d. Spaltöffnungen. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. IV. 1865—66.)
-



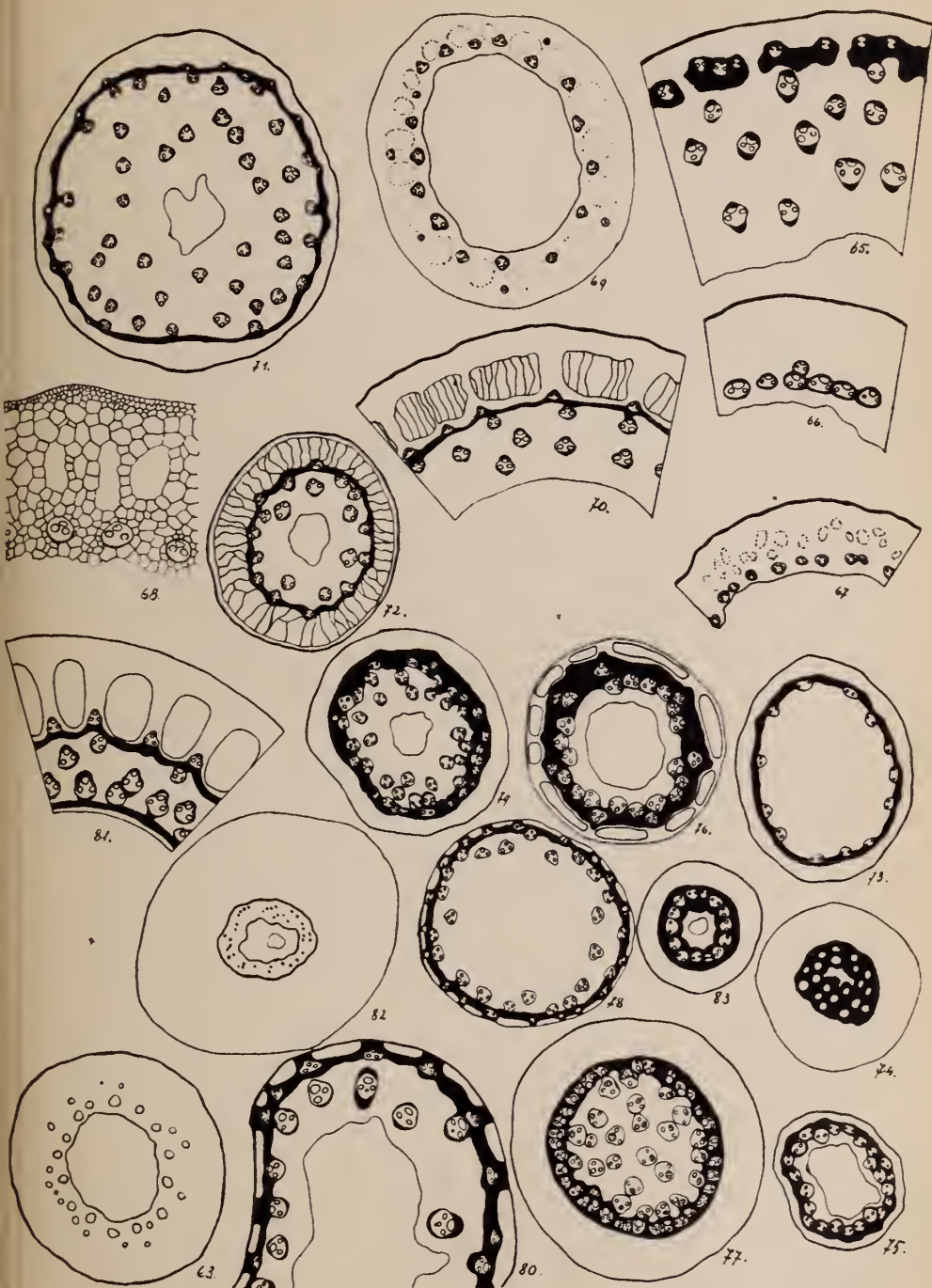




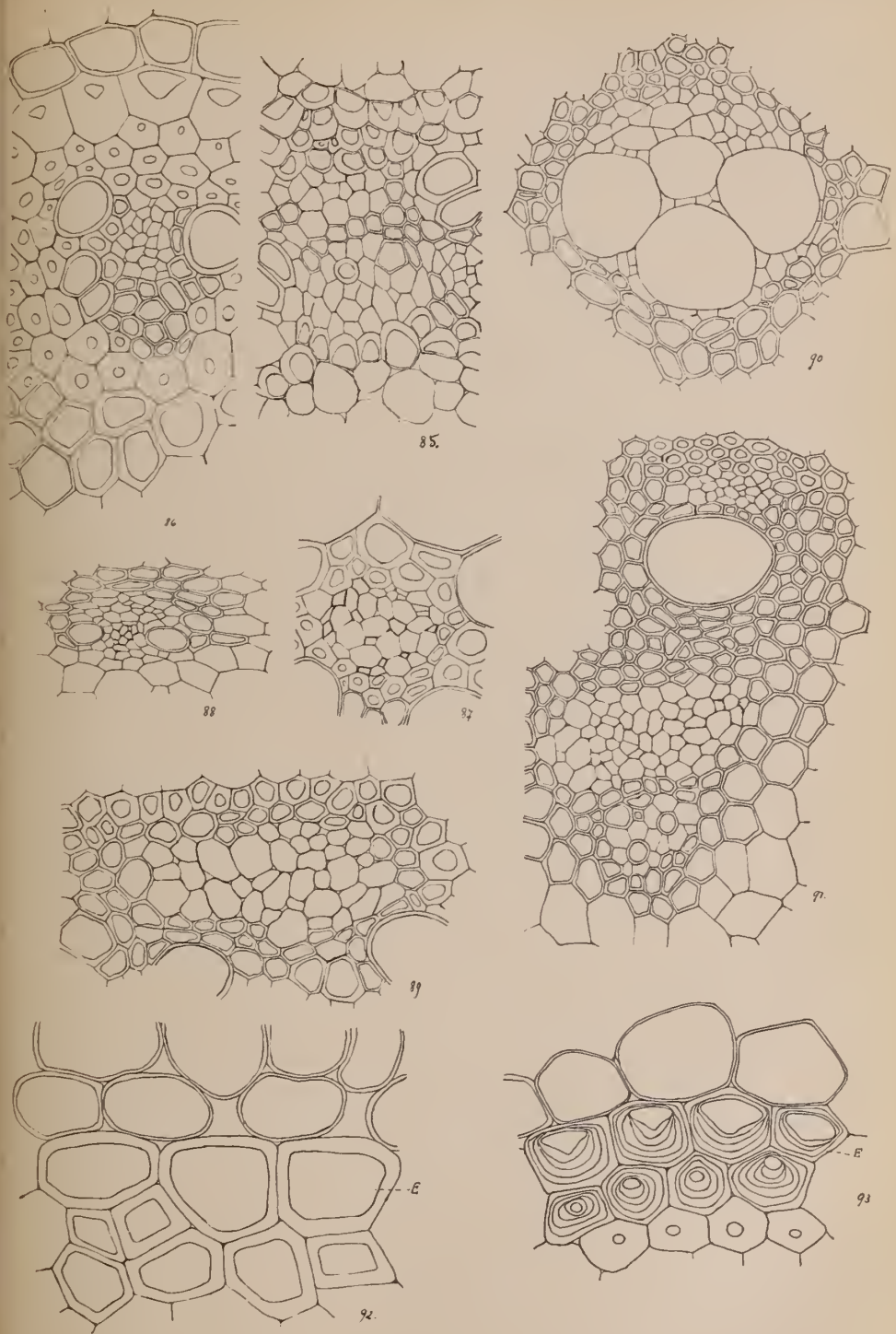






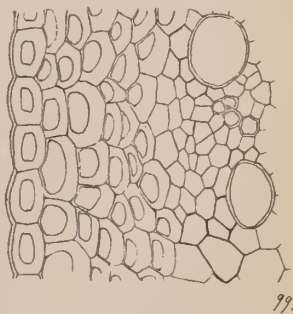
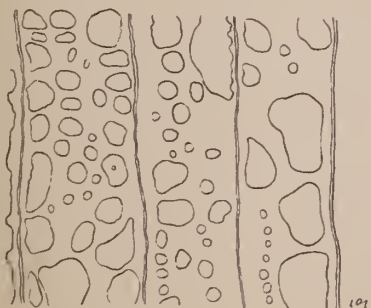
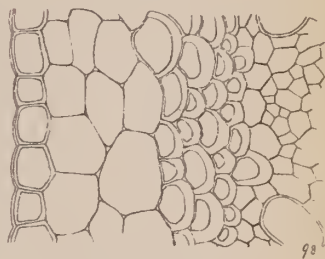
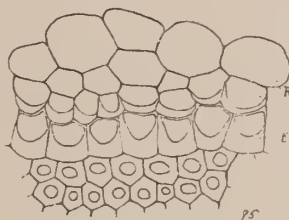
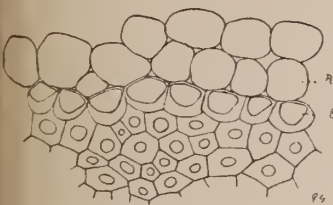
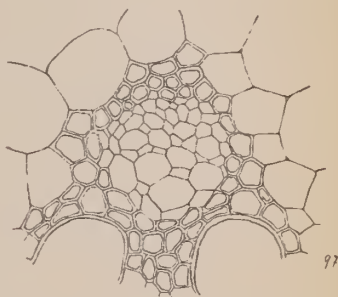
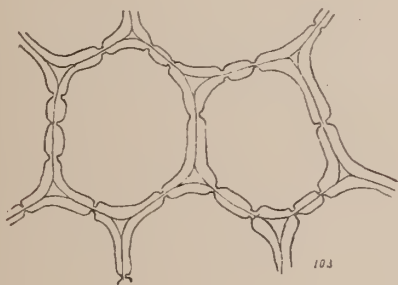
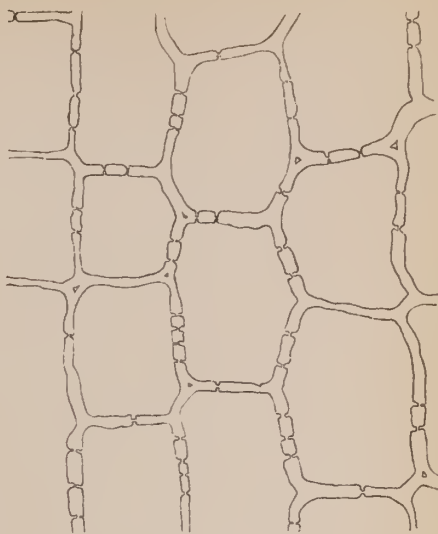
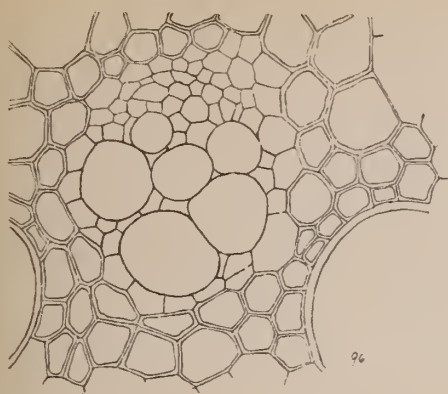














# Beihefte

zum

# Botanischen Centralblatt.

---

Original-Arbeiten.

---

Herausgegeben

von

Geh. Regierungsrat Prof. Dr. O. Uhlworm  
in Berlin.

---

Band XXXIII.

Erste Abteilung:

Anatomie, Histologie, Morphologie und Physiologie der Pflanzen.

Heft 2/3.

---

1917

Verlag von C. Heinrich  
Dresden-N.

Ausgegeben am 3. Januar 1917.

# Inhalt.

	Seite
Meyer, Die Stelärtheorie und die neuere Nomenklatur zur Beschreibung der Wasserleitungsbahnen der Pflanzen. Mit 1 Abbildung im Text . . . . .	129—168
Böhmker, Beiträge zur Kenntnis der floralen und extrafloralen Nektarien . . . . .	169—247
Bobilioff-Preißer, Beobachtungen an isolierten Palsaden- und Schwammparenchymzellen. Mit 2 Tafeln	248—274
Hauri, Anatomische Untersuchungen an Polsterpflanzen nebst morphologischen und ökologischen Notizen. Mit 16 Abbildungen im Text . . . . .	275—293
Lingelsheim, Verwachsungserscheinungen der Blattränder bei Arten der Gattung <i>Syringa</i> . Mit 2 Tafeln	294—297
Solereder, Über die Cyanocysten von <i>Cyanastrum cordifolium</i> Oliv., mit Bemerkungen über die systematisch-anatomischen Merkmale von <i>Cyanastrum</i> .	298—302
Hertel, Das Zittern der Laubblätter. Mit 6 Abbildungen im Text . . . . .	303—308
Leick, Über Wärmeproduktion bei keimenden Samen	309—338
Blum, Zur Kenntnis der Größe und Schwankung des osmotischen Wertes . . . . .	339—445

---

Die Beiträge erscheinen in zwangloser Folge. Jeder Band umfaßt 3 Hefte. Preis des Bandes M. 16.—.

---

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen oder direkt vom Verlage C. Heinrich, Dresden-N.

---

Zusendungen von Manuskripten und Anfragen redaktioneller Art werden unter der Adresse: Geh. Regierungsrat Professor Dr. O. Uhlworm, Berlin W., Hohenzollerndamm 4, mit der Aufschrift „Für die Redaktion der Beihefte zum Botanischen Centralblatt“ erbeten.

---

LIBRARY  
NEW YORK  
BOTANICAL  
GARDEN

# Die Stelärtheorie und die neuere Nomenklatur zur Beschreibung der Wasserleitungsbahnen der Pflanzen.

Von

Dr. Fritz Jürgen Meyer (Marburg/Lahn).

Mit 1 Abbildung im Text.

## Inhaltsübersicht.

Einleitung . . . . .	129
Kap. I. Die zur Beschreibung der Wasserleitungsbahnen von Professor Arthur Meyer und seinen Schülern aufgestellte und benutzte Nomenklatur . . . . .	130
Kap. II. Endodermis und Zentralzylinder bei van Tieghem . . . .	140
Kap. III. Die Anfänge der Stelärtheorie bei van Tieghem und Stras- burger . . . . .	142
Kap. IV. Die weitere Ausbildung der Nomenklatur der Stelärtheorie .	145
Kap. V. Phylogenetische Spekulationen der späteren Stelärtheoretiker .	150
Kap. VI. Kritische Besprechung der Stelärnomenklatur und der so- genannten Stelärtheorie . . . . .	153
Literaturverzeichnis . . . . .	165

## Einleitung.

In einer großen Reihe von Arbeiten, welche sich mit der Morphologie und Entwicklungsgeschichte des Leitbündelsystemes, vorzüglich der Pteridophyten, beschäftigen, ist eine von van Tieghem erfundene Betrachtungsweise und eine im Anschluß daran entwickelte Nomenklatur benutzt worden, die mitsamt ihren Anwendungen auf die Phylogenie gewöhnlich als „Stelärtheorie“ bezeichnet wird. Die durch diese Richtung entwickelte Nomenklatur ist durch ihre Schwerfälligkeit und Verwickeltheit für die Beschreibung der Tatsachen sehr unzuweckmäßig, so daß Herrn Prof. Arthur Meyer ihre weitere Anwendung in der deutschen Literatur recht



unerwünscht erscheint<sup>1)</sup>, und er hielt es deshalb für vorteilhaft, wenn der Versuch gemacht würde, die Nomenklatur der sogenannten Stelärtheorie gleichsam zu übersetzen in eine leichter verständliche und für die Beschreibung der morphologischen Tatsachen geeignete Nomenklatur; als diese betrachtet Herr Prof. Meyer die von ihm und seinen Schülern weiter ausgebaute und an die neu gefundenen Tatsachen angepaßte Nomenklatur, welche de Bary in seiner „Vergleichenden Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne“ (1877) benutzt hat. Herr Prof. Meyer hat mir daher die Aufgabe gestellt, unter seiner Leitung die Geschichte der sogenannten Stelärtheorie und ihrer Nomenklatur kritisch zusammenzustellen, auf den Grad ihrer Brauchbarkeit zu prüfen und mit der Auffassung und Nomenklatur die des Herrn Prof. Meyer zu vergleichen.

Diese Arbeit erhält dadurch noch einen besonderen Wert, daß sie als Vorarbeit zu einer demnächst erscheinenden Abhandlung über den Bau und die Ontogenie der Wasserleitungsbahnen bei den Pteridophyten, Gymnospermen und Angiospermen dienen soll. Das erste Kapitel dieser Arbeit muß die Grundlagen unserer Betrachtungsweise der Leitbündelsysteme, vorzüglich der Wasserleitungssysteme darlegen, da wir uns nur klar verständlich machen können, wenn wir von vornherein scharf definierte Begriffe, die den praktischen Bedürfnissen der Beschreibung angepaßt sind, zu unseren Auseinandersetzungen benutzen.

## Kapitel I.

### Die zur Beschreibung der Wasserleitungsbahnen von Prof. Arthur Meyer und seinen Schülern aufgestellte und benutzte Nomenklatur.

Die Grundlagen für eine Nomenklatur zur Beschreibung der Wasserleitungsbahnen der Dikotyledonen sind nach Prof. Arthur Meyer im Anschluß an die de Barysche Nomenklatur schon bei Gerresheim (1912) und Rippel (1913) gegeben worden. Es ist dort die de Barysche Nomenklatur mit Rücksicht auf neuere Untersuchungen über die Leitungssysteme in Dikotyledonen erweitert worden. Für den allgemeinen Gebrauch bei der Beschreibung nicht nur der Dikotyledonen, sondern auch der übrigen Gefäßpflanzen sind diese Grundlagen nun noch weiter auszugestalten.

Ferner ist aber auch für die Beschreibung eine exakte Begriffsbestimmung von Rinde und Zentralzylinder sowie der Endo-

<sup>1)</sup> Die Nomenklatur der Stelärtheorie ist in der deutschen Literatur z. B. von Strasburger in seinen „Leitungsbahnen“ (1891), in seinem Lehrbuch (1911) und Praktikum (1902) benutzt, in den neuesten Auflagen durch die neuen Herausgeber aber schon wieder ausgemerzt (Lehrbuch, herausgegeben von Fitting, 1913; Praktikum, herausgegeben von Koernicke, 1913); ferner ist die Nomenklatur von Lotsy in seiner Stammesgeschichte (1909) und von Bower im Handwörterbuch der Naturwissenschaften (Artikel über Farne) angewandt worden.

dermis nötig. Alles dies soll deshalb in diesem Kapitel in der von Herrn Prof. Meyer angegebenen Weise von mir dargestellt werden.

Bei der Aufstellung des Systems der Begriffe wurde (Gerresheim, 1912, p. 2, und Rippel, 1913, p. 1) ausgegangen von den die Leitungsbahnen zusammensetzenden Elementen (Tracheen und Siebröhren) und fortgeschritten vom einfachen Zusammenschluß dieser einzelnen Elemente zu immer größeren Verbänden. Zweitens wurde bei jeder Gruppe zusammengehöriger Definitionen stets nur von einem bestimmten Gesichtspunkte ausgegangen. Aus Gründen der Zweckmäßigkeit sind im allgemeinen bei der Aufstellung der Begriffe alle möglichen Gesichtspunkte, der morphologische, der physiologische und der ökologische, berücksichtigt worden, mit Ausnahme des phylogenetischen, der ja nur ein rein theoretischer ist. Wie Herr Prof. Meyer schon früher (1907, p. 2; 1915, p. 2) andeutete, hält er es für notwendig, daß anstelle der einseitig physiologischen Betrachtung, wie sie z. B. in zeitweilig zweckmäßiger Weise Schwendener und Haberlandt vertreten haben, nun eine möglichst allseitige in der Anatomie Platz greifen muß, so daß, wie Herr Prof. Meyer sich ausdrückt, eine „allgemeine Anatomie“ zustande kommt. Auch wird die Morphologie immer die wichtigste und geeignetste Grundlage der Anatomie bleiben.

Wir werden zuerst die für die Leitbündel geltenden Begriffe, dann Rinde und Zentralzylinder und schließlich die Endodermis besprechen.

### Die Leitbündel.

Wir werden hier die von Gerresheim (1912) und Rippel (1913) benutzte Nomenklatur zusammenstellen und da, wo es Herrn Prof. Meyer notwendig erscheint, vervollständigen.

Wir gehen aus von den einzelnen Tracheen. Diese teilen wir zunächst noch in Gefäße und Tracheiden ein (De Bary, 1877, p. 172 und 173).

Stehen mehrere Tracheen ihrer ganzen Länge nach in seitlicher Berührung, so bilden sie einen Tracheenstrang (Gerresheim, 1912, p. 2). Ist die Anordnung der diesen zusammensetzenden Tracheen eine unregelmäßige, so sprechen wir von einem Tracheenzug. Die Tracheen können dagegen auch regelmäßig in Platten angeordnet sein; liegen alle Tracheen einer solchen Platte in einer Ebene, im Querschnittsbilde also in einer Reihe, so haben wir eine einschichtige Tracheenplatte; außerdem gibt es aber auch zwei- und mehrschichtige Tracheenplatten. Tracheenzüge kommen z. B. in der Blattspindel von *Pimpinella peregrina* vor, Tracheenplatten finden sich z. B. in der Blattspindel von *Polemonium coeruleum* (Gerresheim, 1912, p. 2).

Ein Tracheenstrang kann im einfachsten Falle durch eine einzige Trachee repräsentiert werden. Solche einzelne Tracheen kommen z. B. in den Blattnerven höherer Ordnung vor.

Mehrere Tracheenstränge schließen sich zu einem Tracheenteil eines Leitbündels zusammen. Das zwischen den Tracheen-

strängen liegende Parenchym heißt Tracheenteilparenchym. Es ist in Tracheenteilen mit Tracheenplatten gleichfalls plattenförmig angeordnet, und wir sprechen daher in diesem Falle von Parenchymplatten. Nehmen in einem Leitbündel mit Tracheenzügen die trachealen Elemente einen größeren Raum ein als die parenchymatischen und werden letztere teilweise rings von Tracheen umschlossen, so entstehen Parenchymzüge (Gerresheim, 1912, p. 3).

Anstelle des Parenchyms können auch Ersatzfasern vorkommen. Ersatzfasern sind nach A. Meyer (1907, p. 99 und 191) Zwischenformen zwischen Parenchymzellen und Sklerenchymfasern. Sie sind lebend, dickwandig, spitz endigend und mit rundlichen oder spaltenförmigen Tüpfeln versehen. Ersatzfasern kommen z. B. in der Wurzel von *Leristicum officinale* und *Pimpinella Saxifraga* vor (A. Meyer, 1891, p. 350 und 353).

Drittens können in den Tracheenteilen neben den Tracheen noch Sklerenchymfasern auftreten. (Zur Definition der Sklerenchymfasern vergl. De Bary, 1877, p. 133 ff., und A. Meyer, 1907, p. 51 und 99.)

Bezüglich der Anordnung der Ersatzfasern und der Sklerenchymfasern sind dieselben Fälle möglich wie bei den Parenchymzellen. Wir werden demgemäß die Bezeichnungen Ersatzfaserplatten und -züge und Sklerenchymfaserplatten und -züge anwenden.

Ein oder mehrere Sieb- und Tracheenteile setzen ein vollständiges Leitbündel oder kurz ein „Leitbündel“ zusammen (A. Meyer, 1907, p. 84, auch Gerresheim, 1912, p. 3). Besteht ein Leitbündel nur aus einem Tracheenteile oder nur aus einem Siebteile, so sprechen wir von einem unvollständigen Leitbündel (vergl. A. Meyer, 1907, p. 85). Der Zusatz „unvollständig“ soll in dem letzten Falle nie fortgelassen werden, da die einfache Bezeichnung „Leitbündel“ nur für vollständige Leitbündel angewandt werden soll.

Die Leitbündel teilen wir mit Rücksicht auf die gegenseitige Lage der Sieb- und Tracheenteile in radiale, konzentrische, kollaterale und bikollaterale ein (De Bary, 1877, p. 361 ff., 352 ff., 331 ff.; A. Meyer, 1907, p. 85—86).

Bezüglich der gegenseitigen Lage von Sieb- und Tracheenteil in konzentrischen Leitbündeln wollen wir die von Haberlandt angewandte Unterscheidung in hadrozentrische und leptozentrische Bündel annehmen (Haberlandt, 1909, p. 318). Besitzt ein konzentrisches Leitbündel einen äußeren und einen inneren Siebteil, so soll es „bikonzentrisch“ heißen. Solche bikonzentrische Leitbündel kommen in Farnen vor.

Eine zweite Einteilung der Leitbündel beruht auf der Beobachtung der Frage, ob an der Grenze zwischen Tracheen- und Siebteil nach definitiver Ausbildung der Leitelemente noch meristematische Gewebe vorhanden sind oder nicht. Wir unterscheiden demnach offene und geschlossene Leitbündel. Bei den offenen Leitbündeln wollen wir von aktiv offenen und latent offenen



sprechen, je nachdem das vorhandene Meristem normalerweise nach der Ausbildung der primären Elemente tätig bleibt oder, wie in den Blattstielleitbündeln, seine Tätigkeit einstellt (Gerresheim, 1912, p. 3).

Eine dritte Einteilung der Leitbündel ist unter Berücksichtigung der äußeren Form der Bündel bei Gerresheim (1912, p. 4) und Rippel (1913, p. 1) gegeben worden. Diese Einteilung müssen wir ein wenig abändern. Bei Gerresheim und Rippel werden unterschieden: Zylinder-, Rinnen- und Rohrbündel. Ein Zylinderbündel soll auf allen Querschnitten kreisförmigen oder elliptischen Umriß haben und kollateral oder bikollateral sein; dagegen soll ein konzentrisches Leitbündel nicht zu den Zylinderbündeln gerechnet werden, sondern zu den Rohrbündeln. Ein Rinnenbündel besitzt einen mond- oder sichelförmigen Querschnitt. Es gehören dazu also gewisse kollaterale und bikollaterale Leitbündel. Ein Rohrbündel wird dadurch definiert, daß mindestens der Siebteil oder der Tracheenteil röhrenförmig ist. Demnach sind (nach Gerresheim) alle konzentrischen Leitbündel Rohrbündel.

Hier ist jetzt nach Herrn Prof. Meyer, wie gesagt, eine kleine Abänderung vorzunehmen. Es ist nämlich zweckmäßiger, nicht die Gestalt des ganzen Leitbündels ins Auge zu fassen, sondern nur die Form des Tracheenteiles, weil dann die in ihren Leistungen für die Wasserleitung und die mechanische Festigkeit gleichwertigen Leitbündel zu einem Typus zusammengefaßt werden. Wir definieren deshalb jetzt:

Ein Zylinderbündel ist ein Leitbündel mit auf dem Querschnitte annähernd kreisförmigem oder elliptischem Tracheenteile. Dazu gehören also gewisse kollaterale und bikollaterale Leitbündel und diejenigen konzentrischen Leitbündel, deren Tracheenteil massiv ist, d. h. in seiner Mitte kein Parenchym und keinen Siebteil enthält.

Ein Rinnenbündel ist ein Leitbündel mit rinnenförmigem Tracheenteile. Wir müssen also gewisse kollaterale und bikollaterale Leitbündel hierherstellen.

Ein Rohrbündel ist ein Leitbündel mit röhrenförmigem Tracheenteile. Dazu haben wir also alle konzentrischen Leitbündel zu rechnen, deren Tracheenteil nicht massiv ist, das sind erstens die konzentrischen Leitbündel mit einem Mark in der Mitte des Tracheenteils und zweitens die bikonzentrischen Leitbündel.

Als vierten Typus fügen wir diesen nun noch die bei Gerresheim und Rippel nicht mit berücksichtigten Leitbündel mit Tracheenteilen von plattenförmiger Gestalt hinzu, wie sie bei den Lycopodiaceen vorkommen (De Bary, 1877, p. 363). Wir bezeichnen sie als Plattenbündel.

Diese vier Typen bilden eine Gruppe für sich, welcher wir das radiale Leitbündel gegenüberstellen müssen, da es sich sowohl bezüglich seiner Wirkung bei der Wasserleitung, als auch bezüglich seiner mechanischen Leistung wesentlich von ihnen unterscheidet.

Schließlich bleibt uns jetzt noch die Zusammenfassung mehrerer Leitbündel zu einer Leitbündelgruppe übrig (Gerresheim, 1912, p. 4). Bezüglich der Anordnung der Leitbündel in Blatt und Achse können wir unterscheiden: Bündelgruppe mit unregelmäßiger Anordnung, Bündelrinne und Bündelrohr. Eine Bündelgruppe mit unregelmäßiger Anordnung ist dadurch charakterisiert, daß im Querschnittsbilde die Leitbündel unregelmäßig verteilt sind (bei den Monokotyledonen und z. B. bei *Hieracium spondylium* und anderen Umbelliferen mit vielbündeliger Blattspur: Gerresheim, 1912, p. 4). Bei Bündelrinnen und Bündelrohren sind die Leitbündel im Querschnitt auf einen Kreisbogen beziehungsweise auf einem vollen Kreise angeordnet. Es gibt naturgemäß Übergänge zwischen einem Bündelrohr und einem Rohrbündel; denn wenn die Leitbündel eines Bündelrohrs äußerst einfach gebaut sind, also im einfachsten Falle nur aus einem Tracheenstrang bestehen, so wird man das Bündelrohr nicht mehr von einem Rohrbündel unterscheiden können.

Weiterhin wollen wir Bündelgruppen, -rinnen und -rohre in lockere und dichte einteilen. Bei den lockeren nimmt das zwischen je zwei Leitbündeln liegende Parenchym einen größeren Raum ein als ein Leitbündel, bei den dichten einen geringeren. Beispiele: *Vicia* für lockere Bündelrinnen, *Erodium* für lockere Bündelrohre, *Dictamnus* für dichte Bündelrinnen und -rohre (Gerresheim, 1912, p. 4).

Wir gehen nun dazu über, die Bezeichnungen für die Art des seitlichen Zusammenhanges zunächst zwischen einzelnen Tracheen, dann zwischen Tracheensträngen und zum Schluß zwischen Leitbündeln zu besprechen. Dieser Teil der Nomenklatur ist auch schon in den Arbeiten von Gerresheim und Rippel entwickelt worden, muß aber nach Ansicht von Herrn Prof. Meyer etwas abgeändert und ergänzt werden. Zunächst wollen wir mitteilen, welche Bezeichnungen von Gerresheim und Rippel angegeben sind, und dann sollen die neuen und abgeänderten hinzugefügt werden.

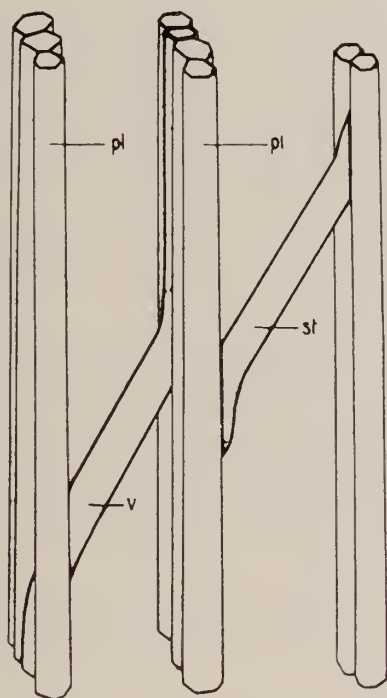
Zwischen zwei sich berührenden Tracheen können die Tüpfelschließhäute resorbiert oder erhalten sein. Demgemäß sprechen wir von offener beziehungsweise halboffener Verbindung (Gerresheim, 1912, p. 6).

Unter den Verbindungen zwischen zwei Tracheensträngen wurde unterschieden zwischen diffusen und inneren Verbindungen. Die diffusen Verbindungen liegen im ganzen Tracheenteile zerstreut und kommen dadurch zustande, daß entweder eine Trachee aus einem Strang in einen Nachbarstrang übertritt, ohne dort sofort auszukeilen (Strangverbindung im engeren Sinne), oder indem sich eine Trachee derart zwischen zwei Stränge legt, daß sie mit dem einen Ende den einen Strang, mit dem anderen Ende den anderen Strang berührt, ohne aber auf einer längeren Strecke in einem der Stränge zu verlaufen (Strangbrücke). Die inneren Verbindungen kommen auf der dem Kambium zugewandten Seite des Tracheenteiles vor und bestehen darin, daß



sich in dem ganzen Tracheenteile zwischen je zwei Stränge eine oder mehrere Tracheen so zwischengelagert haben, daß sie mit den Strängen auf der ganzen Länge des Leitbündels in seitlicher Berührung stehen und der ganze Tracheenteil zu einem einzigen Strang wird (Gerresheim, 1912, p. 6).

Entsprechend sind dann Bündelverbindungen definiert. Es werden unterschieden Bündelverbindungen im engeren Sinne, bei denen Tracheen aus einem Leitbündel in ein benachbartes übertreten, und Bündelbrücken, die durch einzelne oder mehrere mit ihren Enden an die zu verbindenden Leitbündel angelagerten Tracheen gebildet werden (Gerresheim, 1912, p. 6).



Bei der Einteilung der Strangverbindungen sind bei Gerresheim und Rippel zwei verschiedene Gesichtspunkte gleichzeitig berücksichtigt worden. Diese wollen wir jetzt trennen. Außerdem ist infolge dieser Trennung eine Abänderung der Namen erforderlich geworden.

Zunächst wollen wir die Verbindungen nach der Art der Anlagerung der Verbindungsglieder einteilen in:

1. Strangsteg (= „diffusen Brücke“ bei Gerresheim, siehe Abbildung bei *st*).
2. Strangverbindung schlechthin (= „diffusen Strangverbindung“ bei Gerresheim, siehe Abbildung bei *v*).
3. Strangbrücken. Die Strangbrücken, die ungefähr den

„inneren Verbindungen“ bei Gerresheim entsprechen, wollen wir neu definieren:

Gerresheim (1912, p. 6—7) und Rippel (1913, p. 1) hatten von ihren „inneren Verbindungen“ ausgesagt, daß sie alle Tracheenstränge eines Tracheenteiles auf der ganzen Länge des Leitbündels miteinander veränden, so daß ein Tracheenteil mit mehreren Tracheenplatten oder -zügen in einen einzigen Tracheenstrang übergehe. Wir wollen jetzt aber schon dann von einer Strangbrücke sprechen, wenn nur zwei Stränge durch sie miteinander verbunden sind. Überdies braucht eine Brücke sich nicht über die ganze Länge des Leitbündels zu erstrecken. Je nachdem die Brücken zwei Tracheenstränge auf der ganzen Länge des Leitbündels ohne Unterbrechung verbinden oder nur auf einer kurzen Strecke, nennen wir sie durchgehende oder unterbrochene Brücken. Unterbrochene Strangbrücken kommen z. B. in dem Blattmittelnervleitbündel von *Viola tricolor* vor (Fr. J. Meyer, 1915, p. 33). Eine durchgehende Strangbrücke scheint von Gerresheim bei *Polemonium coeruleum* beobachtet zu sein (vergl. Gerresheim, 1912, p. 16); wenigstens hat Gerresheim eine Strangbrücke über etwa 2 mm verfolgen können.

Zweitens wollen wir nun die Verbindungen nach ihrer Lage im Tracheenteil einteilen. Es kommen in dieser Hinsicht zwei verschiedene Fälle vor:

1. können Verbindungen zu jeder Zeit angelegt werden und daher in dem ganzen Tracheenteile zerstreut vorkommen; solche Verbindungen wollen wir als diffus bezeichnen.

2. können die Verbindungen auf einen bestimmten Teil des Tracheenteils beschränkt sein, und zwar sind sie dann in den bis jetzt bekannten Fällen immer auf die jüngsten, also dem Meristem zugewandten Teile beschränkt; deshalb wollen wir sie als innere Verbindungen bezeichnen.

Es hat sich — wenigstens so weit die Untersuchungen hierüber bis jetzt reichen — ergeben, daß Strangverbindungen und -stege immer diffus auftreten, die Brücken dagegen immer innere Verbindungen sind.

Die Verbindungen zwischen Tracheensträngen kommen entweder auf jeder Höhe des Leitbündels vor oder sie sind auf gewisse „Strangverbindungszone“ beschränkt.

Analog der ersten Einteilung der Strangverbindungen führen wir auch die Einteilung der Bündelverbindungen durch; wir unterscheiden jetzt:

1. Bündelverbindungen im engeren Sinne (auch bei Gerresheim so genannt),

2. Bündelstege („Bündelbrücke“ bei Gerresheim).

Ein den Strangbrücken entsprechender Typus, der als Bündelbrücke zu bezeichnen wäre, wäre möglich, ist aber noch nicht gefunden worden.

### Rinde und Zentralzylinder.

Die Begriffe Rinde und Zentralzylinder werden von verschiedenen Autoren verschieden gebraucht, zum Teil werden auch andere Bezeichnungen angewandt; deshalb wird es zweckmäßig sein, die in den wichtigsten Lehrbüchern benutzten Namen anzugeben, zuvor aber kurz auseinanderzusetzen, in welchem Sinne wir sie anwenden wollen.

Herr Prof. Meyer (vergl. 1907, p. 94, 96, 192, und Mager, 1907, p. 2) benutzte bisher wesentlich die herkömmlichen Bezeichnungen für die verschiedenen Rindenarten. Um die Unklarheit der Nomenklatur zu vermeiden, welche jetzt durch die verschiedenartige Verwendung des Namens Rinde hervorgerufen wird, will er jetzt die verschiedenen Gewebe folgendermaßen benennen:

Herr Prof. Meyer spricht zuerst von Peridrom und Zentralzylinder dann, wenn sich das Gewebe von primär gebauter Achse oder Wurzel, sowie das von Blattstiel, Blattspindel oder Blattnerv deutlich in eine zentrale und eine periphere Gewebsmasse gliedert. Peridrom und Zentralzylinder können durch eine Zylinderendodermis getrennt sein (z. B. in der Phanerogamenwurzel) oder nicht (Lycopodiaceenwurzel) (Prof. Meyer bei Mager, 1907, p. 2). Ist eine Zylinderendodermis entwickelt, so reicht also das Peridrom bei den betreffenden Organen bis zu dieser. Bei sekundär verdickten Achsen und Wurzeln bleibt diese Bezeichnung in Geltung, solange das Peridrom erhalten ist. Dann gehört unter Umständen auch das Periderm zum Peridrom. — Als Innenrinde bezeichnen wir in den Achsen der Angiospermen und Gymnospermen die Gewebe zwischen der äußeren Zentralzylindergrenze und der Innengrenze der Siebteile der primären Leitbündel. — Das vom Kambium einer Wurzel, Achse oder Blattspindel nach außen abgeschiedene, die Siebröhren enthaltende Gewebe, das früher (A. Meyer, 1907, p. 96, 99, 192) „sekundäre Rinde“ genannt wurde, ist jetzt als Siebteil eines Rohr- oder Zylinderbündels, welches sich aus einem radialen Leitbündel oder einem Bündelrohr entwickelt hat, zu betrachten und soll als sekundärer Rindenteil bezeichnet werden. Rinde in dem vom Laien und Techniker gebrauchten Sinne ist alles, was beim sekundär verdickten Organ außerhalb des Kambiums liegt.

De Bary (1877) nennt das Peridrom der im primären Bau befindlichen Achsen und Wurzeln der Dikotyledonen „Außenrinde“ (p. 418), das Peridrom der Monokotyledonen nennt er „Rinde“ (p. 384, 421), und ebenso bezeichnet er den sekundären Rindenteil der Dikotyledonenachsen und -wurzeln (p. 472). An der „Rinde“ der Dikotyledonen unterscheidet er „Bastzone“ und „Außenrinde“ (p. 472).

Van Tieghem (1898, p. 29) faßt alles, was von einer Endodermis umgeben ist, als Zentralzylinder auf und bezeichnet das außerhalb des Zentralzylinders (oder außerhalb der Zentralzylinder) liegende Gewebe ausschließlich der Epidermis als Rinde. Da van Tieghem aber die Endodermis nicht scharf definiert, so kommen

bei ihm auch Fälle vor, wo er von Rinde und Zentralzylinder spricht, ohne daß eine Endodermis existiert und ohne daß eine Gliederung in Peridrom und Zentralzylinder vorliegt.

Haberlandt (1909) unterscheidet in Achsen und Wurzeln von primärem Bau auch Zentralzylinder und primäre Rinde oder Außenrinde (p. 326, 342); unsern sekundären Rindenteil bezeichnet er als sekundäre Rinde (p. 596—97).

Ist ein Organ nicht in Peridrom und Zentralzylinder differenziert, so soll es äqual heißen. In solchen äqualen Organen liegen die Leitbündel, die von einer Endodermis umgeben sind oder nicht, in einem „homogenen“ Gewebe, d. h. in einem Gewebe, das nur nichtleitende Elemente enthält; diese brauchen dagegen nicht gleichartig zu sein, sondern können parenchymatisch, sklerenchymatisch oder kollenchymatisch sein. Als Bezeichnung für solches Gewebe findet man gewöhnlich den Namen „Grundgewebe“. Dieser ist von Sachs (1868, p. 100) eingeführt worden für „diejenigen Gewebemassen einer Pflanze oder eines Organes, welche nach Anlage und Ausbildung der Hautgewebe und der Fibrovasalstränge noch übrig bleiben“. De Bary (1877, p. 122) und spätere deutsche Autoren haben die Bezeichnung übernommen; auch französische Botaniker sprechen von einem „tissue fondamental“, daneben benutzt freilich van Tieghem auch den Ausdruck „écorce commune“ (van Tieghem et Douliot, 1886, III, p. 276; van Tieghem, 1891, p. 1370) und „masse générale du corps“ (van Tieghem et Douliot, 1886, III, p. 276).

Falls bei unseren Beschreibungen ein Name für die nichtleitenden Gewebe eines nicht in Peridrom und Zentralzylinder differenzierten Organes notwendig ist, so wollen wir auch „Grundgewebe“ anwenden; aber es sollen dann diejenigen Gewebe verstanden werden, die neben den Leitbündeln in Achse, Wurzel usw. vorkommen; also es sollen auch die Hautgewebe mit einbegriffen sein, da es sich ja nur um eine Scheidung zwischen den leitenden und den übrigen Elementen handeln soll.

Bezüglich des inneren Baues eines Organes, das sich in primärem Zustande befindet, sind nun also die folgenden drei Haupttypen zu unterscheiden:

1. Das Organ ist in Peridrom und Zentralzylinder differenziert; der Zentralzylinder besitzt eine Endodermis.
2. Das Organ ist in Peridrom und Zentralzylinder differenziert; der Zentralzylinder besitzt keine Endodermis.
3. Das Organ ist äqual.

### Die Endodermis.

Unter einer Endodermis verstehen wir (vergl. A. Meyer, 1907, p. 51) eine interzellularfrie, stets einschichtige Scheide, die immer aus typischen Endodermzellen besteht. Das wichtigste Charakteristikum der Endodermzelle ist der Kasparische Streifen auf den Radialwänden. (Über die mikrochemischen Reaktionen



der verschiedenen Entwicklungsstadien der Endodermiszellen vergl. A. Meyer, 1907, p. 181.)

Je nachdem eine Endodermis einen Zentralzylinder oder ein Leitbündel umschließt, soll sie als Zylinderendodermis (A. Meyer, 1907, p. 71, und H. Müller, 1906, p. 67) oder als Leitbündelendodermis (A. Meyer, 1907, p. 84) bezeichnet werden.

Leitbündelendodermen sind nach Mylius (1912, p. 41) in Blättern im allgemeinen nicht vorhanden, wenn in der Achse keine Zylinderendodermis ist. Umgekehrt sind im Blattstiel in der Regel Leitbündelendodermen vorhanden, wenn der Zentralzylinder der Achse eine Endodermis besitzt.

Im allgemeinen sind die Endodermen geschlossene Scheiden, doch kommen auch nicht ganz geschlossene vor; solche unterbrochene Scheiden fand Müller (1906) z. B. bei *Iris*-Spezies (p. 71), *Tradescantia* (p. 72), Mylius (1912) z. B. bei *Potentilla* (p. 39).

Nach Mylius (1912, p. 39) sind die Zylinderendodermen in den oberirdischen Achsen überhaupt meist nur in den unteren Teilen ausgebildet, so z. B. bei *Potentilla alba*, *Spiraea aruncus* und *Spiraea Ulmaria*; bei *Sanguisorba officinalis* reichen sie bis zum letzten Viertel der Blütenstandachse, bei *Achemilla vulgaris* bis unmittelbar an den Blütenstand heran und bei *Fragaria vesca* sogar bis in diesen hinein. Unterbrochene Leitbündelendodermen hat Mylius (1912, p. 39) z. B. bei *Potentilla fruticosa* gefunden, wo sie nur auf der Unterseite der Leitbündel ausgebildet sind.

Die Endodermen sind als selbständige Schicht aufzufassen, als physiologische Scheide zwischen den Leitungsbahnen und den diese umgebenden Geweben. Man hat keinen stichhaltigen Grund dafür, sie, wie es z. B. van Tieghem allgemein tut, zum Peridrom zu rechnen. Entwicklungsgeschichtlich kann sie nämlich erstens mit den Zellen des Zentralzylinders und zweitens mit der äußersten Peridromschicht gemeinsame Initiale besitzen. Die für diese beiden Fälle von verschiedenen Autoren gegebenen Belege sind zum Teil auf nur mangelhafte Untersuchungen gestützt; es gibt aber auch für beide Fälle vollkommen einwandfreie Beispiele. Auf exakten und zuverlässigen Untersuchungen beruhen die Angaben von Plaut (1909, p. 58), der gezeigt hat, daß bei den Equisetaceen die Endodermis und die äußerste Schicht des Zentralzylinders gemeinsame Initialzellen besitzen. Plaut hat in Längsschnitten die Endodermiszellen und die diesen benachbarten äußersten Zellen des Zentralzylinders in der Richtung zum Vegetationspunkte bis dahin verfolgt, wo durch Tangentialteilung einer Zelle eine embryonale Endodermiszelle (noch ohne Kasparischen Streifen) und eine Zentralzylinderzelle entstanden (siehe Zeichnung bei Plaut, p. 58). Beispiele für den Fall, daß Endodermiszellen und Rindenzellen aus gemeinsamen Initialzellen hervorgehen, liefert Mager (1907, p. 8). Er hat dies nachgewiesen für Marsiliaceen und Salviniaceen. Es gibt also in der Tat sowohl Fälle, in denen die Endodermis entwicklungsgeschichtlich zum Zentralzylinder zu rechnen wäre, als



auch solche, in denen sie zum Peridrom gehörte. (Weitere Literatur besonders Bäsecke, 1908; Krömer, 1903; Rumpf, 1904, p. 7, 19, Tafel IV, Figur 94; Russow, 1873, p. 195, Figures 183, 184, 185; aber auch Nägeli und Leitgeb, 1868, p. 74, 111; Lachmann, 1885, p. 605; Strasburger, 1891, p. 446; van Tieghem et Douliot, 1888, III, p. 366, 530, Figures 390, 393, 572.)

## Kapitel II.

### Endodermis und Zentralzylinder bei van Tieghem.

Ehe ich auf die Besprechung der Begründung der Stelärtheorie durch van Tieghem eingehe, muß ich auseinandersetzen, was van Tieghem unter einer Endodermis und einem Zentralzylinder versteht, da diese beiden Begriffe von fundamentaler Bedeutung in van Tieghems Arbeiten sind.

Zum ersten Mal macht van Tieghem in seiner Arbeit „Recherches sur la symétrie de la structure des plantes vasculaires“ (1870) zahlreiche Angaben über Endodermen (vergl. z. B. p. 60, 71, 77, 78, 84, 105, 115, 124 usw.). Er bezeichnet sie dort noch im allgemeinen als „membrane protectrice“ oder in einzelnen Fällen als „gaine protectrice“ und versteht darunter immer die innerste Rindenschicht. Die Zellen dieser Schicht sollen charakterisiert sein durch einen Rahmen von gestaffelten Falten (un cadre de plissements échelonnés) auf den Radialwänden. Als zweites Merkmal kann eine hufeisenförmige Wandverdickung hinzutreten. Diese Definition der Endodermis weicht von unserer jetzigen wesentlich dadurch ab, daß sie die Existenz des Kasparischen Streifens nicht als notwendiges und hinreichendes Kriterium fordert, sondern in erster Linie die Topographie der Endodermis als Charakteristikum betrachtet, und zweitens eine Faltung, die nicht von dem Kasparischen Streifen herzurühren braucht. Dadurch kommt es nun in der Tat, daß van Tieghem Schichten, die nicht aus Endodermiszellen bestehen und somit keine Endodermen in unserm Sinne sind, als membrane protectrice und später als Endodermen bezeichnet. So z. B. soll die Wurzel von *Lycopodium* eine membrane protectrice besitzen (p. 84), aber nach Mager (1907, p. 35) kommen bei den Lycopodiaceen keine Endodermen vor.

In seinen späteren Arbeiten (von 1886 an) nimmt van Tieghem auch den Namen „Endodermis“ an; er betont aber immer noch in erster Linie, daß die Endodermis die innerste Schicht der Rinde oder des Grundgewebes ist (vergl. z. B. 1888, I, p. 377).

In seinen beiden Lehrbüchern (1891 und 1898) gibt van Tieghem kurze Zusammenfassungen der Eigenschaften der Endodermis. Die Wurzelendodermis charakterisiert er (1891, p. 674) bei der Besprechung der Wurzelrinde mit den Worten: „Enfin l'assise la plus interne et aussi la plus jeune de cette couche, exactement superposée aux précédentes, est formée de cellules à membranes subérisées, fortement unies entre elles et comme en-

grenées par un cadre de plissements échelonnés le long de leur faces latérales et traverses. . . . . C'est endoderme, qui entoure comme d'une ceinture le cylindre central." Die Achsenendodermis beschreibt van Tieghem in dem Absatz über die Achsenrinde (1891, p. 738—739) folgendermaßen: „L'assise la plus interne, qui est l'endoderme, offre fréquemment, sur les faces latérales et traverses de ses cellules, des plissements échelonnés et subérisés, qui la caractérisent comme tissu subéreux plissé et la rendent tout semblable à l'endoderme de la racine“ — In seinen *Eléments de Botanique* (1898) gibt van Tieghem die gleiche Beschreibung der Endodermis, fügt aber noch hinzu (p. 84): „Vers le milieu des faces latérales et traverses, la membrane sans épaissir, s'est subérisée le long d'une bande étroite formant autour de chaque cellule un cadre rectangulaire.“

Das wichtigste, was wir diesen Beschreibungen zu entnehmen haben, ist, daß van Tieghem stets die innerste Rindenschicht als Endodermis bezeichnet, wenn er auch sonst bei der Angabe der übrigen Eigenschaften der Endodermis nicht immer das gleiche aussagt.

Zwei Beispiele mögen zeigen, welche Konfusion durch diese Definition der Endodermis hervorgerufen wird:

Existiert zwischen dem peripheren und dem zentralen Gewebe einer Achse keine scharfe Grenze, so ist man natürlich auch nicht berechtigt, von einer innersten Schicht der Rinde zu sprechen. In diesen Fällen ist also die van Tieghemsche Definition eigentlich hinfällig; aber trotzdem konstruiert sich dann van Tieghem eine Grenze zwischen dem peripheren und dem zentralen Gewebe und bezeichnet diese innerste Schicht der „Rinde“ als Endodermis, auch wenn sie keine der charakteristischen Eigenschaften der Endodermis besitzt. So z. B. behauptet er (1890, p. 365 ff.), daß die Equiseten mit einer äußeren Zylinderendodermis alle auch eine innere Endodermis besitzen. In Wirklichkeit gibt es aber auch solche Spezies, die nur eine Außenendodermis haben. Bei diesen soll nach van Tieghem aber ebenfalls eine Innenendodermis existieren, nur seien die „plissements subérisés“ nicht entwickelt.

Mit diesem speziellen Beispiele steht eine allgemeine Bemerkung in den Lehrbüchern voll in Einklang. In den *Eléments de Botanique* (1898, p. 170) gibt van Tieghem eine Zusammenfassung der Eigenschaften der Endodermis einschließlich der möglicherweise sekundär auftretenden Eigenschaften, und zum Schluß sagt er: „Quand tous ses caractères font défaut à la fois, la distinction de l'endoderme devient plus difficile.“ Eine ähnliche Aussage findet sich auch in dem *Traité* (1891, p. 752).

Ein weiterer Fall, in dem Zellen einer van Tieghemschen Endodermis keinen Kasparischen Streifen enthalten, liegt bei der Beschreibung der „endoderme dédoublée“ der Gefäßkryptogamen vor (siehe van Tieghem, 1888, II, p. 404 ff.; 1898, p. 170).

Van Tieghems Definition des Zentralzylinders läßt sich kurz folgendermaßen zusammenfassen: Ein Zentralzylinder wird zusammengesetzt aus ringförmig angeordneten Leitungselementen

und dem „conjunctif“. Das conjunctif besteht, falls es vollkommen ausgebildet ist, aus dem Mark, den Markstrahlen und dem Perizykel; es brauchen aber diese Bestandteile nicht alle vorzukommen. Jeder Zentralzylinder ist von einer Endodermis umgeben.<sup>1)</sup> (van Tieghem und Douliot, 1886, III, p. 275; van Tieghem, 1891, p. 674, 738—739; van Tieghem, 1898, p. 84, 160.)

### Kapitel III.

#### Die Anfänge der Stelärtheorie bei van Tieghem und Strasburger.

Den ersten Anlaß zur Bildung des Begriffs der Stele und der Stelärtypen gab van Tieghem die Untersuchung der Achse von Primeln, bei denen er einen von dem gewöhnlichen Bau der Dikotyledonen-Achsen abweichenden Bau des Leitungssystems fand.

Nach Vaupell (1885, p. 3, 13, 15) handelt es sich bei den betreffenden Primeln um im Grundgewebe zerstreut liegende gewöhnliche Leitbündel wie bei den meisten Monokotyledonen. — Kamienski (1875, p. 24) gibt an, daß die Holzelemente von den Siebelementen außen und auf beiden Seiten umgeben werden und daß jedes Leitbündel von einer Endodermis eingehüllt wird. — De Bary (1877, p. 353) sagt, für die kleineren Leitbündel der Achse gelte die kollaterale Anordnung. „Die größeren Bündel des Stammes von *Primula Auricula* zeigen dagegen konzentrische Ordnung, die engen Erstlinge in der Mitte, die weiten Gefäße, Siebteil und Endodermis sukzessive ringsum. Es ist einleuchtend, daß dieser Bau durch die häufigen Vereinigungen der kleineren kollateralen Bündel zustande kommen mag.“

Demgegenüber meint van Tieghem (1886, I, p. 99—100), es handele sich hier nicht um konzentrische Leitbündel, sondern um Zentralzylinder. Aus der Begründung dieser Ansicht durch van Tieghem seien folgende Punkte herausgehoben: „D'abord tout autour de chaque cordon libéro-ligneux, le parenchyme dispose ses cellules régulièrement à la fois en séries radiales et en assises concentriques, avec méats quadrangulaires interposés, absolument comme il le fait autour du cylindre central de la plupart des racines et de certaines tiges. La dernière de ces assises prend les plissements caractéristiques de l'endoderme et enveloppe immédiatement le cordon. Celui commence, sous l'endoderme, par une ou deux assises de parenchyme, forment un péricycle dans lequel prennent naissance les racines adventives. Puis viennent un certain nombre de groupes libériens . . . . équidistants sur toute la périphérie du cordon, séparés l'un de l'autre par des cellules ordinaires, continues avec celles du péricycle. A chacun de ces groupes libériens correspond, vers l'intérieur, un groupe vasculaire triangulaire, centrifuge, constituant avec lui un faisceau libéro-

<sup>1)</sup> Dieser letzte Satz wird zwar in dieser kurzen Form von van Tieghem nie ausgesprochen, aber er geht aus allen Beschreibungen hervor.



ligneux; seulement ces groupes sont directement en contact latéralement et au centre, et tous ensemble forment un cylindre vasculaire dans l'axe du cordon. De temps en temps l'un de ces groupes libériens avec le groupe vasculaire correspondant, quitte le cordon et traverse le parenchyme externe à l'état de faisceau libéro-ligneux bilatéral pour se rendre plus haut dans la feuille; après son départ, le cordon se renferme amoindri.“

In der Annahme, daß es sich bei den Leitbündeln der *Primula Auricula* und den bei anderen Pflanzen in Achsen und Wurzeln vorkommenden Zentralzylindern um die gleichen Dinge handele, hat nun van Tieghem für die *Primula*-Leitbündel und die Zentralzylinder den für beide gemeinsamen Namen „Stele“ eingeführt und zwar zunächst nur, um eine kürzere Bezeichnung zu haben; es handelte sich dabei also lediglich um eine Änderung der Nomenklatur. Das geht deutlich aus den Stellen hervor, an denen der Name „Stele“ eingeführt wird: „**Pour abrégé, on peut appeler stèle un cylindre central**“ (van Tieghem und Douliot, 1886, II, p. 216). „Pour abrégé, appelons stèle l'ensemble de faisceaux conducteurs et de conjonctif, qui compose un cylindre central“ (van Tieghem und Douliot, 1886, III, p. 276).

Nachdem van Tieghem die beiden an sich verschiedenartigen Gebilde zusammengeworfen hat und für den Begriff der Stele also keine andere Definition gegeben hat als für den Zentralzylinder (siehe Seite 141), sucht er mit Hilfe des neuen Begriffes den Bau eines Organes oder speziell die Leitungssysteme in einem Organe zu beschreiben und die Organe je nach der Zahl der in ihnen enthaltenen Stelen zu klassifizieren. Er faßt die Ergebnisse seiner Überlegungen zusammen mit den Worten: „En somme, on voit que la disposition des faisceaux libéro-ligneux dans la tige peut se rattacher à trois types, suivant qu'ils sont groupés en un cylindre central, en plusieurs cylindres centraux ou isolés sans cylindre central“ (van Tieghem und Douliot, 1886, II, p. 215). Für den ersten dieser drei Typen führt er dann (p. 216) den Namen „Monostelie“ ein, für den zweiten „Polystelie“ und für den letzten „Astelie“. Die Polystelie will er noch einteilen in „Dialystelie“ und „Gamostelie“, je nachdem die Stelen in den Internodien isoliert sind (wie bei *Auricula ursi* etc.) oder fusionieren (wie bei *Auricula japonica* etc.).

Als Beispiele gibt van Tieghem an:

„Structure monostélétique. — Toutes les racines, à l'exception de celles des Lycopodiacées, la plupart des tiges Phanérogames, le pétiole des Solanées, des Cucurbitacées etc.

Structure polystélétique. — La tige des Auricules, des Gunnera, de la plupart des Fougères, des Marsiliacées, des Lycopodes etc.; le pétiole de beaucoup des Fougères; la racine des Lycopodiacées.

Structure astélétique. — La tige des Nymphaeacées, de diverses Renonculées, de l'Hydrocleis; le limbe des feuilles.“

Wie wir aus diesen Definitionen und Beispielen sehen können, versteht van Tieghem also zunächst unter Monostelie alle Fälle, in denen ein Zentralzylinder vorhanden ist, unter Polystelie und

Astelinie die Fälle, in denen die betreffenden Organe äqual sind; der morphologische Unterschied zwischen Polystelinie und Astelinie besteht nur darin, daß bei der Polystelinie die Leitbündel konzentrisch, bei der Astelinie kollateral gebaut sind.

Entsprechend der Einteilung der Polystelinie unterscheidet van Tieghem später bei der Astelinie noch zwischen „Gamodesmie“ und „Dialydesmie“, je nachdem er die Leitbündel als in der phylogenetischen Entwicklung verschmolzen betrachtet oder nicht (1890, p. 371).

An Stelle der Namen Dialystelinie und Gamostelinie hat van Tieghem schon bald nach der Aufstellung der Stelenlehre zwei neue Bezeichnungen eingeführt, die in späteren Arbeiten allgemein angewandt werden, aber allmählich eine etwas andere Bedeutung erhielten. Er ersetzt Dialystelinie durch „Dictyostelinie“ und Gamostelinie durch „Solenostelinie“ (van Tieghem, 1891, p. 1371—1372). Die Dictyostelinie besteht darin, daß die Stelen ein netzförmiges Rohr bilden (wir sprechen in diesem Falle von einem Bündelrohr mit Leitbündelverbindungen). Bei der Solenostelinie sind die Maschen des Netzes so eng, daß ein großes Rohrbündel vorliegt.

Als weitere rein nomenklatorische Abänderung sei gleich an dieser Stelle noch erwähnt, daß Gibson (1902, p. 459) den bei Selaginellen vorkommenden Fall der Polystelinie mit nur zwei Stelen als „Bistelinie“ bezeichnen will.

Nachdem van Tieghem sich diese neue Auffassung der morphologischen Verhältnisse und seine darauf begründete Nomenklatur geschaffen hat, sucht er die Verhältnisse auch vom phylogenetischen Standpunkte<sup>1)</sup> zu betrachten. Er schreibt nach der Besprechung seiner drei Typen (1886, III, p. 216): „Ces trois modes de structure peuvent d'ailleurs se transformer l'un dans l'autre. La polystélie, par exemple, dérive de la monostélie par division répétée; l'astélie provient, suivant les cas, de la monostélie par dissociation ou de la polystélie par réduction; la monostélie, bien qu'elle soit toujours le mode primitif, peut cependant aussi dériver de l'astélie par association latérale ou de la polystélie par association latérale suivie de réduction.“

Die diesen Vermutungen van Tieghems zugrunde liegende Meinung, daß die auf Grundlage seiner Auffassung vom Bau der Leitbündelsysteme mit Beziehung auf die Ausbildung von Zentralzylinder und Rinde gefundenen und in seiner Weise gedeuteten morphologischen Tatsachen in engster Beziehung zu der phylogenetischen Entwicklung des Pflanzenreiches ständen, hat man als Stelärtheorie bezeichnet.

Strasburger hat in seinen Leitungsbahnen (1891) die Stelenlehre angenommen und schließt sich im wesentlichen an van Tieghem an, nur in wenigen Punkten schlägt er Änderungen vor.

<sup>1)</sup> Daß die folgenden Sätze tatsächlich vom phylogenetischen Standpunkte aus gemeint sind, ist zwar nicht ausdrücklich betont, geht aber aus späteren Arbeiten van Tieghems hervor.



Bezüglich der Definition der Endodermis weicht Strasburger von van Tieghem ab. Er schreibt: „Ich stimme mit van Tieghem darin überein, daß es nötig ist, an dieser innersten Grenze (sc. der Rinde) festzuhalten, auch wo dieselbe gegen den Zentralzylinder nicht abgesetzt ist; habe aber Bedenken, die Bezeichnung Endodermis für diese innerste Rindengrenze anzuwenden“ (p. 309). . . . „Ich halte es für richtiger, die Bezeichnung Endodermis im alten Sinne zu brauchen und sie auf alle Scheiden anzuwenden, die der Wurzelendodermis gleich gebaut sind, dagegen aber die innerste Schicht der Rinde als „innerste Rindenschicht“, wo nötig, hervorzuheben, eventuell als Rindengrenze „Phlooterma“ oder einfacher „Phloeoterma“ zu bezeichnen. Die innerste Rindenschicht wird darnach als Endodermis entwickelt sein können, oder auch nicht, andererseits auch Endodermen in einem anderen Gewebssystem sich ausbilden. Die Bezeichnung „Endodermis“ wird so zu einem histologischen und nicht zu einem morphologischen Begriff, während „innerste Rindenschicht“ oder „Phlötterma“ nur in morphologischem Sinne zu brauchen ist“ (p. 310).

Strasburger bleibt also bei der Definition des Zentralzylinders, welche van Tieghem gegeben hat, der ja auch eigentlich nur die innerste Rindenschicht zur Definition benutzt. Für den Begriff der Stele gibt er, ebensowenig wie van Tieghem, eine von der des Zentralzylinders abweichende Definition.

Sodann glaubt Strasburger, den Namen „Astelie“ durch „Schizostelie“ ersetzen zu müssen, da bei dem astelischen Bau in Wirklichkeit der Zentralzylinder in seine Bestandteile gespalten werde (p. 110); diese einzelnen Bestandteile, d. h. die einzelnen von Leitbündelscheiden umgebenen Leitbündel, will er als Schizostelen bezeichnen (p. 312). Den Unterschied zwischen der Schizostelie und der Polystelie charakterisiert Strasburger (ebenso wie van Tieghem) dadurch, „daß sich zur Erzeugung von Polystelie die Monostele vollständig in zwei oder mehr Stelen teilt, welche Gefäßbündel aufweisen, die um gemeinsame Zentren gruppiert sind, während bei Schizostelie die ursprüngliche Stele in ihre einzelnen Gefäßbündel zerfällt, diese, jedes für sich, von Teilen des Grundgewebes der Stele umscheidet werden und nur ein Teil des Grundgewebes der Stele in diese Umscheidung eingeht“ (p. 312).

#### Kapitel IV.

#### Die weitere Ausbildung der Nomenklatur der Stelärtheoretiker.

Nachdem van Tieghem und Strasburger den Grund zu der sogenannten Stelärtheorie gelegt hatten, wurden die Begriffe und die Nomenklatur namentlich von Engländern aufgegriffen und weiter ausgebaut. Die fünf von van Tieghem aufgestellten Typen reichten natürlich nicht aus, sobald das Leitbündelsystem genauer beschrieben werden sollte. Daher kam es, daß eine Unmenge von neuen Typen geschaffen wurde, bis die Nomenklatur so kompliziert

geworden war, daß sie nur dem verständlich werden konnte, der ihre ganze Entwicklung verfolgt hatte.

Als erster macht Jeffrey (1897, p. 869—870) den Versuch, eine zweckmäßigere Einteilung einzuführen. Er meint, die Einteilung van Tieghems entspreche nicht den morphologischen Verhältnissen. Er schlägt daher vor, folgende Einteilung der Monostele vorzunehmen: Als Siphonostele soll eine röhrenförmige Stele bezeichnet werden, welche im Innern Mark besitzt, das von den Leitelementen durch eine innere Scheide abgegrenzt ist, nach unserer Nomenklatur also ein Rohrbündel. Einerseits soll dann zwischen einer amphiphloischen und einer ektophloischen Siphonostele unterschieden werden, je nachdem die Stele einen äußeren und inneren oder nur einen äußeren Siebteil besitzt (bikonzentrisches und konzentrisches Rohrbündel). Außer dieser Einteilung, die auf die Morphologie der Leitbündel gegründet ist, führt Jeffrey dann noch eine zweite Einteilung durch mit Rücksicht darauf, ob die in der Siphonostele (dem Rohrbündel) vorhandenen Lücken auf die Abgabe eines Blattspurbündels oder die eines in einen Zweig eintretenden Leitbündels zurückzuführen ist. Er berücksichtigt hier also die Morphologie der Pflanze. Seine beiden von diesem Gesichtspunkte aus geschaffenen Untertypen sind die phyllosiphonische und die kladosphonische Siphonostele. Bei der Phyllosiphonie, die bei den Filicales und Phanerogamen vorliegt, sind in dem Rohrbündel durch den Austritt von Blattspuren Lücken (foliar gaps) entstanden, bei der Kladosphonie, die bei den Lycopodiales und wahrscheinlich auch bei den Equisetales herrsche, sind gleiche Lücken durch den Austritt von Leitbündeln in Seitenzweige zustande gekommen (ramular gaps).<sup>1)</sup>

Den Siphonostelen stellt Jeffrey die Protostele als einzelne Stele ohne Mark gegenüber (konzentrisches Zylinderbündel).

Ferner erweitert Jeffrey seine Nomenklatur in einer späteren Arbeit noch, indem er für die Polystele der Pteridophyten den Namen Adelosiphonie einführt mit der begründenden Bemerkung, daß das Leitbündelsystem dieser Pteridophyten im Entwicklungsverlauf des Individuums aus einer Siphonostele hervorgegangen sei (1903, p. 142).

Eine andere morphologisch begründete Einteilung der Stelen gibt Gwynne-Vaughan (1897, p. 308). Er unterscheidet perfekte und imperfekte Stelen. Beide Arten kommen in der Gattung *Primula* vor. Die perfekten Stelen (z. B. im Blattstiel von *Primula japonica*, in der Achse von *Primula involucrata*) sind nach unserer Nomenklatur konzentrische Zylinderbündel; die imperfekten Stelen (z. B. im Blattstiel von *Primula denticulata*) sind kollaterale Rinnenbündel, bei denen die Flanken dicht aneinander gebogen sind, so daß das Leitbündel einen Übergang vom kollateralen Rinnenbündel zum konzentrischen Rohrbündel darstellt. Die imperfekten Stelen sind also keine Stelen im van Tieghem'schen Sinne. — Die kollateralen Blattstielleitbündel sind nach

<sup>1)</sup> Dieser Einteilung schließt sich Scott (1902, pg. 212) an.

Gwynne-Vaughan (p. 311) als Meristelen zu bezeichnen, da sie Teile von jedem Bestandteile der Stelen, aus denen sie sich abzweigen, enthalten. Dieser Name ist später auch allgemein beibehalten worden.

Van Tieghem hält trotz der Arbeit von Jeffrey noch an seinem alten Systeme fest, freilich nimmt er noch einige kleinere Änderungen vor, die aber vollkommen unabhängig von den englischen Arbeiten sind.

In seinen *Eléments de Botanique* (1898) gibt er das korrigierte System seiner Stelärtypen an (p. 177 ff.):

Die Monostelie teilt er zunächst in zwei Unterabteilungen: die erste, die zentroxyale Monostelie, ist charakterisiert „par l'unité de la stèle ainsi que par le développement centrifuge des faisceaux ligneux et leur superposition aux faisceaux libériens“. Dies soll der bei den Gefäßpflanzen verbreitetste Typus sein (konzentrisches Zylinderbündel, konzentrisches Rohrbündel und Bündelrohr). Ihm gegenüber steht die perixyle Monostelie, die bei den Lycopodiaceen (*Lycopodium*, *Psilotum* usw.), verschiedenen Farnen (Achse von *Lygodium*, *Hymenophyllum*, *Trichomanes* usw., den Stolonen der *Nephrolepidae* usw.) und bei gewissen Selaginellen (*Selaginella denticulata*, *rupestre* usw.) vorliegen soll. Van Tieghem definiert sie folgendermaßen: „la tige, toujours composée d'un épiderme, d'une écorce et d'une stèle plus ou moins large, a dans sa stèle, sous le péricycle, un certain nombre de faisceaux libériens centripètes et tout autant de faisceaux ligneux qui alternent côte à côte avec les faisceaux libériens et développent leurs vaisseaux de la périphérie au centre, où, en l'absence de moelle, ils confluent en étoile“ (p. 177) (radiales Leitbündel und Plattenbündel).

Hieran schließt van Tieghem nun einen neuen Typus, die Mesostelie. Bei der Mesostelie besitzt die Achse bis zur Insertionsstelle der Keimblätter eine Stele (Zentralzylinder mit Bündelrohr); unmittelbar oberhalb der Keimblätter zweigt sich von der Stele eine mehr oder weniger große Zahl von Meristelen (kollateralen Leitbündeln) ab. (Nach unserer Nomenklatur ist die Mesostelie also charakterisiert durch einen Zentralzylinder mit oder — wie z. B. bei *Vicia*<sup>1)</sup> — ohne Zylinderendodermis.)

Als Beispiele gibt van Tieghem an *Viciae*, *Dermodesmae*, *Dermomyelodesmae*, *Calycanthaceae*, *Lecythidiaceae*.

Für „Astelie“ führt van Tieghem jetzt — im Anschluß an Strasburger — auch den Namen Schizostelie ein. Die Definition behält er in der alten Form bei, nur gibt er noch drei Modifikationen an:

die Dialymeristelie (als Beispiel nennt van Tieghem *Ophioglossum*),

<sup>1)</sup> Bei *Vicia* ist die Differenzierung in Zentralzylinder und Peridrom dadurch bedingt, daß das periphere Gewebe stärkehaltig ist, der Stärkegehalt nach innen zunimmt, dann aber die nächst inneren Zellen vollkommen stärkefrei sind.

die Gamomeristellie mit isolierten Leitbündeln (die bei einigen Equiseten vorliegen soll),

die Gamomeristellie mit vereinigten Leitbündeln (als Beispiel nennt van Tieghem *Botrychium*).

Im ersten Falle sind die „Meristelen“ isoliert; bei der zweiten Modifikation sind die Meristelen (in der phylogenetischen Entwicklung) seitlich verschmolzen durch die radialen Teile ihrer „Peridesmen“, d. h. der aus der „Stele“ mit übernommenen Teile von „Perizykel“, Markstrahlen und Mark; bei der dritten Modifikation sind überdies noch die Leitbündel selbst (phylogenetisch) verschmolzen (p. 179). Wir müssen also in den beiden ersten Fällen von einem Bündelrohr aus kollateralen Leitbündeln, im dritten von einem konzentrischen Rohrbündel sprechen.

Die Polystellie definiert van Tieghem genau in der alten Weise, ohne irgendwelche Änderungen vorzunehmen (p. 179—180).

Später hat van Tieghem (1906, Bd. I, p. 181) seine Nomenklatur nochmals etwas abgeändert. Leider war es mir infolge des Krieges nicht möglich, mir diese Arbeit zu beschaffen. Eine Aufzählung seiner Bezeichnungen mit freilich sehr dürftigen Erklärungen findet sich bei Chauveaud (1911, p. 161—162). Da die Änderungen der Nomenklatur nur unbedeutend, die Ergänzungen (mit Rücksicht auf die gefäßlosen Pflanzen) völlig belanglos sind, wird es genügen, wenn ich die Stelle bei Chauveaud zitiere:

„van Tieghem propose pour les tiges la classification suivante:

Le type monostélétique superposé, à bois superposé au liber, ou type général;

Le type monostélétique alterné, où le bois alterne avec le liber;

Le type mesostélétique, qui offre des méristèles corticales et une stèle médiane;

Le type schizostélétique, qui ne présente que des méristèles;

Le type polystélétique superposé;

Le type polystélétique alterné;

Pour les plantes non vasculaires, il distingue en outre: le type astélétique, à région centrale homogène;

Le type homogène, qui est homogène du centre à la périphérie;

Le type schizostélétique peut présenter des méristèles distinctes (dialyméristèle), ou fusionnées (gamoméristèle). Dans le dernier cas, les faisceaux demeurent distincts (gamoméristèle dialydesme), ou sont eux-mêmes fusionnés (gamoméristèle gamodesme).

Ein vollständiges System von Stelärtypen hat außerdem noch Brebner (1902, p. 522) gegeben. Seine Bezeichnungen weichen teilweise von denen anderer Autoren ab, teilweise sind sie auch neu; ich werde daher an dieser Stelle eine Übersicht über seine Nomenklatur geben, wie sie sich in seiner oben zitierten Arbeit findet:

„Eustele. The „monostele“ of a typical Dicotyledonous plant. It consists of a ring of collateral or bicollateral meristemes,



and includes the pericyclic and medullary ground tissue.“ (Bündelrohr aus kollateralen oder bikollateralen Leitbündeln.)

„Actinostele. The „monostele“ of most roots and the similarly constructed stele of certain stems. It consists of alternating, or „radially“ arranged groups of xylem and phloem, surrounded by a pericycle. Pith may or may not be present.“ (Radiales Leitbündel und Plattenbündel.)

„Atactostele. The monostele of typical Monocotyledons. It consists of a number of scattered vascular bundles imbedded in conjunctive ground-tissue. Also applied to the stele of Dicotyledons with meristeles not arranged in a single ring. In the latter, if the meristeles are all of one kind, described further as homodesmic, if of different kinds, as heterodesmic.“ (Bündelgruppe mit unregelmäßiger Anordnung.)

„Haplostele. A simple type of stele, frequently found in seedling Pteridophyta, rhizome of Hymenophyllaceae etc. It consists of an axial rod of tracheae surrounded by a ring of phloem. The „pericycle“ is included if differentiated from the procambium-strand. If central parenchyma is present, then to be described as a medullated haplostele.“ (Konzentrisches Zylinderbündel bezw. konzentrisches Rohrbündel.)

„Solenostele. A continuous amphiphloic tube of vascular tissue with widely separated leaf-gaps. Pericycle present and the tube delimited by an external and internal endodermis.“ (Bikonzentrisches Rohrbündel mit Blattlücken.)

„Dictyostele. A vascular tube with large „overlapping“ leaf-gaps, so that the whole structure becomes a network of vascular strands or meristeles. The meristeles are concentric. This is closely allied to the preceding, the difference being due to the approximation and overlapping of the leaf-gaps. The dictyostele is further defined as siphonic, when the network is simple and tubular, adelosiphonic when complex, i. e. ceasing to be obviously tubular.“ (Bündelrohr mit Bündelverbindungen und ev. mit akzessorischen Leitbündeln.)

„Protostele. A stele which is supposed to be primitive in structure. Has been applied to both haplo- and actinostelic types.“

„Hysterostele. A stele which is supposed to be reduced in structure, e. g. in *Hippuris*, *Potamogeton* and *Hottonia* (aquatic stem).“

„Meristele. The vascular bundle in the old sense, except that it does not include actino- and haplosteles as formerly. It therefore applies to the vascular bundles of the stem of Dicotyledons and Monocotyledons, the „concentric vascular bundles“ of Pteridophyta, and vascular bundles of outgoing leaf-traces and leaves.“ (Leitbündel.)

Außer diesen in seiner Nomenklaturübersicht angegebenen Bezeichnungen hat Brebner noch zwei, durch die er „Polystelie“ ersetzen will. Die Leitbündel von *Primula* und *Gunnera* sollen reduzierte Eustelen sein; daher soll der Bau der Leitungsbahnen von *Primula* und *Gunnera* als Eumeristelie, und demgegenüber der einfache Farntypus als Haplomeristelie bezeichnet werden (1902, p. 521).

Dies sind die wichtigen großen Arbeiten, die sich umfassend mit der Stelärnomenklatur beschäftigen. Ich habe nun noch einige kleinere Arbeiten zu besprechen, in denen noch weitere neue Begriffe eingeführt werden.

Boodle (1900, p. 461) hat bei der Untersuchung der Hymenophyllaceen eine bisher noch nicht bekannte Modifikation der konzentrischen Leitbündel gefunden. Er beschreibt sie folgendermaßen: „The protoxylem is in contact with the metaxylem, and is on the lower side. The stele has a phloem ring, which may be called continuous, but which tends to have larger elements on the upper side than on the lower, and is more liable to interruptions on the lower side. If the phloem were not developed on the lower side, the result would be a collateral bundle.“ Das vorliegende Leitbündel ist nach unserer Nomenklatur eine Übergangsform zwischen einem kollateralen Rinnenbündel und einem konzentrischen Zylinderbündel. Von einem normalen konzentrischen Zylinderbündel unterscheidet es sich nur durch die gegenseitige Lage der Erstlings- und der jüngeren Tracheen. Diese Modifikation des konzentrischen Zylinderbündels will nun Boodle als besonderen Stelärtypus betrachten und bezeichnet ihn deshalb als subkollaterale Stele.

Bei *Lindsaya orbiculata* haben Tansley und Lulham (1902, p. 157) eine Modifikation des bikonzentrischen Leitbündels ohne Mark gefunden; von einem normalen bikonzentrischen Leitbündel unterscheidet sich das bei *Lindsaya* vorliegende dadurch, daß der innere Siebteil exzentrisch liegt und zwar an der Dorsalseite. Eine solche „Stele“ wollen die genannten Autoren als *Lindsaya*-Typus bezeichnen.

Zu erwähnen ist schließlich noch, daß Worsdell (1902, p. 216ff.) den Namen Tubularstele einführt für ein Rohrbündel, wiees sonst von den Stelärtheoretikern als Siphonostele bezeichnet wird.

## Kapitel V.

### Phylogenetische Spekulationen der späteren Stelärtheoretiker.

Im Anschluß an die van Tieghemschen Ideen (siehe Seite 144) sind von den späteren Stelärtheoretikern zahlreiche phylogenetische Spekulationen gemacht worden. Sie alle hier einzeln zu besprechen, würde zu weit führen; ich will deshalb nur auf einige Beispiele eingehen, durch die ich die Art der Spekulationen charakterisieren kann. Es handelt sich erstens um Spekulationen, die nur auf Hypothesen über die Phylogenie basieren, und zweitens um solche, welche auf Grund des biogenetischen Grundgesetzes von der Ontogenie auf die Phylogenie schließen. Diese letzteren sind vor allem von Bedeutung, weil sie eine große Anzahl von Arbeiten über die ontogenetische Entwicklung der Wasserleitungsbahnen der Farne veranlaßt haben.

Als Beispiel für die erste Gruppe von phylogenetischen Spekulationen sei eine Arbeit von Boodle angeführt: Boodle

(1900, p. 481 ff.) sucht die bei den Hymenophyllaceen vorkommenden Untertypen phylogenetisch aus einander abzuleiten. Er hält drei verschiedene Arten der phylogenetischen Entwicklung für möglich:

1) Die massive Stele (konzentrisches Zylinderbündel), wie sie in *Trichomanes scandens* vorkommt, ist die ursprüngliche; sie besitzt einen zentralen Tracheenteil und verschiedene periphere Siebteile. Von ihr ist der Typus von *Trichomanes reniforme* abzuleiten, bei dem der Tracheenteil röhrenförmig ist und im Innern dieser Röhre zwischen Parenchym die Erstlingstracheen liegen. Die weitere Entwicklung ist eine Reduktion, die zum kollateralen Bau führt. Die Reduktion innerhalb der Gattung *Hymenophyllum* läuft parallel mit der bei den *Trichomanes*, und, wie bei diesen *Trichomanes reniforme* der komplizierteste Typus zu sein scheint, sind die größeren Formen mit einer massiven Stele (konzentrischem Zylinderbündel) ausgestorben.

2) In der Gattung *Trichomanes* ist der Bau von *Trichomanes reniforme* ursprünglich und die Spezialisierung schreitet in zwei Richtungen fort; erstens findet Reduktion der Leitungsbahnen statt, sie führt zum kollateralen Bau in *Trichomanes muscoides*; oder zweitens eine Weiterentwicklung, die zu Typen mit breiter Stele (konzentrischem Zylinderbündel) führt (*Trichomanes radicans*, *Tr. scandens*). Dagegen bei *Hymenophyllum* gibt es nur eine Entwicklung durch Reduktion zum subkollateralen Typus (konzentrischem Zylinderbündel mit auf der Ventralseite nur schwachem Siebteilen).

3) Der subkollaterale Typus ist der ursprüngliche, und die Spezialisierung besteht in einer Komplikation.

Von diesen Möglichkeiten hält Boodle die zweite für die wahrscheinlichste. Auf die Einzelheiten der Beweisführung hier einzugehen, würde zu weit führen, weil dazu eine ausführliche Anatomie der Hymenophyllaceen vorausgeschickt werden müßte.

Die Idee, welche den Boodleschen Auseinandersetzungen zugrunde liegt, ist die, daß die Entwicklung der verschiedenen Typen des Achsenbaues mit dem Wechsel zwischen kriechendem und aufrechtem Wuchs des Rhizomes zusammenhängt.

In ähnlicher Weise sucht Scott (1890/1891, p. 514—517) Hypothesen über die phylogenetische Entstehung der Polystelie bei *Auricula* und *Gunnera* zu geben. Er vergleicht die Anatomie der fertigen Zustände der polystelischen (d. h. mit mehreren konzentrischen Leitbündel) *Gunnera*- und *Auricula*-Spezies mit der von *Myriophyllum* und *Hippuris* bzw. *Hottonia*. *Hottonia* besitzt in der untergetauchten Achse einen Zentralzylinder von einfachem Bau (mit einem konzentrischen Leitbündel), wie er bei *Auricula reptans* und einigen von deren Verwandten gefunden worden ist. Ebenso bestehen zwischen den monostelischen (mit einem konzentrischen Leitbündel) *Gunnera*-Arten und *Hippuris* und *Myriophyllum* Übereinstimmungen. Daher wirft Scott die Frage auf: „Ist es nicht möglich, daß die polystelischen (mit mehreren konzentrischen Leitbündeln) Dikotyledonen ihren anormalen Bau



der Abstammung von im Wasser lebenden Vorfahren verdanken?“ Diese Frage glaubt Scott bejahen zu können. Er nimmt nämlich folgende Entwicklung an: Bei der Anpassung an das Wasserleben wird der Zentralzylinder verengert und reduziert, indem das Mark verschwindet und die Leitbündel miteinander verschmelzen; außerdem geht das sekundäre Dickenwachstum verloren. Kehren nun solche Wasser-Phanerogamen zum Landleben zurück, so ist wieder eine höhere Entwicklung des Leitungssystemes notwendig. Anstatt daß dann der Zentralzylinder wieder einen größeren Umfang bekommt, werden nun mehrere Zentralzylinder (konzentrische Leitbündel) gebildet, indem sich der eine (in der ontogenetischen Entwicklung) wiederholt gabelt.

Während Scott hier die Ontogenie nur nebenbei angibt, sie aber nicht dazu benutzt, seine phylogenetischen Spekulationen wahrscheinlich zu machen, schaffen sich andere Autoren durch die Untersuchung der Ontogenie eine positive Grundlage, von der sie bei ihren phylogenetischen Spekulationen ausgehen. Die Arbeiten dieser zweiten Gruppe von Autoren beschäftigen sich hauptsächlich mit den Farnen.

Jeffrey (1899, p. 599 ff.), Gwynne-Vaughan (1901, I, pg. 71 ff.) und Worsdell (1902, p. 218) nehmen folgende Aufeinanderfolge der Stelärtypen in der phylogenetischen Entwicklung der Pflanzen an: Aus der Protostelie (konzentrischem Zylinderbündel) ging die Siphonostelie (konzentrisches Rohrbündel) und Solenostelie (bikonzentrisches Rohrbündel) hervor, aus dieser die Dialystelie (Bündelrohr mit konzentrischen Leitbündeln) oder die Astelie (Bündelrohr mit kollateralen Leitbündeln). Diese Reihenfolge folgern die genannten Autoren — wie schon oben gesagt wurde — aus der Ontogenie der Farn-Individuen; z. B. hatten sie gefunden, daß im jungen Stamme von *Pteridium aquilinum* die Solenostele (bikonzentrisches Rohrbündel) ontogenetisch zwischen der Protostelie (konzentrischem Zylinderbündel) in der Keimpflanze und der Dialystelie (Bündelrohr mit konzentrischen Leitbündeln) im erwachsenen Rhizome steht.

Tansley und Lulham (1902, p. 160 ff.) stellen dann ihren Lindsaya-Typ (bikonzentrisches Rohrbündel mit exzentrisch liegendem inneren Siebteil ohne Mark) aus den gleichen Gründen zwischen die Protostelie (konzentrisches Zylinderbündel) und die Solenostelie (normales bikonzentrisches Rohrbündel mit Mark).

Wenn auch die genannten Autoren im allgemeinen von der Ontogenie auf die Phylogenie schließen, so kommt es doch auch bei ihnen zuweilen vor, daß sie von dieser Methode abweichen. So z. B. nimmt Jeffrey (1901, p. 779) an, daß die „medullated monostelic and astelic types“ (konzentrische Rohrbündel und Bündelrohre mit kollateralen Leitbündeln) bei den Osmundaceen (in der Phylogenie) durch Degeneration des inneren Siebteiles einer Siphonostele (bikonzentrischem Rohrbündel) entstanden sind. Seine Gründe hierfür, eine bestimmte Entwicklung der *Osmunda*-Spezies auseinander, sind aber — wie bei den oben besprochenen Arbeiten von Boodle und Scott — nur hypothetischer Natur.



## Kapitel VI.

**Kritische Besprechung der Stelärnomenklatur und der sogenannten Stelärtheorie.<sup>1)</sup>**

Bei der Besprechung der historischen Entwicklung der Stelärnomenklatur haben wir gesehen, wie fast jeder „Stelärtheoretiker“ die ihm vorliegende Nomenklatur für unvollständig hält und glaubt, neue Bezeichnungen hinzufügen zu müssen, entweder weil er einen neuen Gesichtspunkt in der Nomenklatur berücksichtigen und sogar in den Vordergrund gerückt wissen will, oder weil eine von ihm untersuchte Farnspezies in ihrem anatomischen Verhalten irgend welche minimale Abweichungen von den bisher beschriebenen Typen aufweist und er dann für seinen neuen „Typus“ auch eine besondere Bezeichnung haben will. Etwa 50 neue Namen sind auf diese Weise eingeführt, und ein Verständnis der damit gegebenen Beschreibungen ist somit erst dann möglich, wenn man 50 Definitionen auswendig gelernt hat. Es liegen also die Fragen nahe: Bietet die Darstellungsweise der Stelärtheoretiker einen Vorteil, welcher diesen Schwierigkeiten des Verständnisses entspricht? War überhaupt die Einführung des Begriffs der Stele von Vorteil? und war sie nötig zu den phylogenetischen Spekulationen?

Die Notwendigkeit der Einführung der neuen Begriffe glaube ich schon dadurch genügend widerlegt zu haben, daß ich bei der Besprechung der Nomenklatur in Kap. III und IV und der der phylogenetischen Spekulationen in Kap. V jeden neuen Ausdruck in unsere Nomenklatur übertragen konnte. Morphologische Beschreibungen wie phylogenetische Spekulationen sind mit unseren Bezeichnungen nicht nur möglich, sondern wohl sogar verständlicher, weil unsere Nomenklatur mit scharf definierten Begriffen operiert, sie einheitlich aufgebaut ist und weil zur Definition ihrer Begriffe keine phylogenetischen Momente, also keine unbewiesenen Spekulationen, verwandt sind.

Ich will nun zunächst untersuchen, ob von der Bildung des Begriffs der Stele überhaupt Vorteile zu erwarten waren.

Vor den van Tieghemschen Arbeiten von 1886 wurden die Begriffe Zentralzylinder und Leitbündel streng geschieden, solange in einem Organe mehr als ein Leitbündel enthalten waren. Die Leitbündel wurden damals in der gleichen Weise definiert, wie wir es in Kap. I dieser Arbeit getan haben. Der Begriff des Zentralzylinders wurde von Sachs (1874, p. 116) eingeführt für das radiale Leitbündel der Wurzeln; da dieses in der geometrischen Achse der Wurzel einen zylindrischen Strang bildet, der gegen die

<sup>1)</sup> Es haben sich schon früher mehrere Arbeiten (Belli, 1896; Brebner, 1902; Schoute, 1902; Worsdell, 1903; Solms, 1903, I; Solms, 1903, II) mit der Kritik der Stelärtheorie beschäftigt. Eine vollständige Besprechung dieser Kritiken hier einzufügen, würde sich nicht lohnen; ich werde daher nur auf diese Arbeiten verweisen, wenn ich eine in ihnen schon behandelte Frage erörtere.

Rinde scharf abgegrenzt ist, nannte es Sachs „Achsenzylinder“. Ebenso unterscheidet Sachs bei den meisten oberirdischen Achsen zwischen einer Rinde und einem inneren Gewebezylinder, in dem die Gefäßbündel verlaufen. De Bary (1877, p. 129, 271, 307) spricht von einem gefäßführenden Zylinder oder Bündelzylinder jedesmal dann, wenn das die Leitbündel enthaltende Gewebe von dem peripheren Gewebe scharf abgegrenzt ist, besonders wenn eine Endodermis vorhanden ist. Demnach waren zu Sachs' und de Barys Zeiten die Begriffe Leitbündel und Zentralzylinder, wenngleich sie noch nicht scharf definiert waren, schon vorhanden und wurden in der gleichen Weise gebraucht wie jetzt: Leitbündel als zusammengehörige Gruppe von Tracheen und Siebröhren, Zentralzylinder im Gegensatz zu der als Schutz-, Speicher- oder Assimilationsgewebe fungierenden Rinde als zentrales Gewebe, das die Gesamtheit der Leitelemente enthält. Die Leitbündel wurden also ohne Rücksicht auf das sie umgebende Gewebe definiert, der Zentralzylinder wurde dagegen in der Definition als zentrales Gewebe der Rinde gegenübergestellt.

Diesen Unterschied zwischen Leitbündel und Zentralzylinder hat van Tieghem außer acht gelassen und infolge davon Zentralzylinder und konzentrische Leitbündel als gleiche Dinge betrachtet und mit dem gemeinsamen Namen „Stele“ belegt.<sup>1)</sup> Dies war der erste Fehlgriß, den van Tieghem tat, da er zwei bisher von den Anatomen vorteilhafterweise auseinander gehaltene Dinge wieder zusammenwarf. Der zweite Mangel, der dem Begriff der „Stele“ anhaftete, lag in der Definition. Wie ich oben auseinandersetzte, definierte van Tieghem den Zentralzylinder mit Hilfe der Endodermis; unter der Endodermis verstand er aber nicht, wie wir es jetzt tun, eine durch ihre Morphologie und Physiologie charakterisierte Zellschicht, sondern eine Schicht, die nur durch ihre Topographie bestimmt war. Er konnte somit jede Parenchymschicht, mochte sie in der Region der Grenze zwischen Peridrom und Zentralzylinder liegen oder in einem äqualem Organe, als Endodermis bezeichnen. Und in der Tat hat sich van Tieghem jedes Leitbündel von einer „Endodermis“ umgeben gedacht.<sup>2)</sup> Auf diese Unzulänglichkeit wie auch auf die dadurch entstandenen offenen Widersprüche (bes. bei *Equisetum*) hat schon Belli in seiner leider wenig beachteten Arbeit (1886, p. 353 ff.) hingewiesen.

Es ist interessant, daß van Tieghem in seinen Beispielen nur solche konzentrischen Leitbündel als Stelen bezeichnet, die eine Endodermis im alten Sinne besitzen, während z. B. Shove

<sup>1)</sup> Eine Konsequenz dieser Definition ist, daß er konzentrische Leitbündel als Stelen bezeichnen muß, dagegen kollaterale selbst dann nicht, wenn sie von einer Endodermis umgeben sind; und die Existenz einer Endodermis um Leitelemente war doch das wichtigste Charakteristikum der Stele.

<sup>2)</sup> Strasburgers „Phyllotherma“ oder „innerste Rindenschicht“ stimmt dem Sinne nach mit van Tieghems Endodermis überein, ändert also nichts an der Definition der Stele.

(1900, p. 497) die endodermfreien<sup>1)</sup> konzentrischen Leitbündel von *Angiopteris erecta* als Stelen bezeichnet und sich die Endodermen dazu konstruiert. Ähnliche Beispiele ließen sich häufen.

Die Unklarheit der Definition der Endodermis und der Stele läßt es nun auch erklären, daß Gwynne-Vaughan (1901, II, p. 776—777) in der Beschreibung des Leitbündelsystemes von *Dicksonia rubiginata* und *Pteris elata* var. *Karsteniana* sogar von Stelen innerhalb von Stelen spricht. Diese Farne besitzen nämlich zunächst ein röhrenförmiges Bündelnetz; zu diesem treten dann später noch einige innere isolierte konzentrische Leitbündel. Gwynne-Vaughan bezeichnet nun gleichzeitig erstens das primäre Netz als Solenostele, zweitens nennt er aber auch die in einem älteren Stadium der Entwicklung des Individuums auftretenden inneren konzentrischen Leitbündel Stelen. Van Tieghem würde das nicht getan haben, denn nach seinen Angaben kann eine Stele nur in einer Rinde oder einem rindenähnlichen Parenchym liegen, aber nicht in dem Mark einer Stele.

Bei der Krisisierung der Stelärtypen will ich an erster Stelle die van Tieghemschen vergleichen. Mit Hilfe der alten Nomenklatur von Sachs und de Bary hätte man unter Berücksichtigung des Vorhandenseins oder Fehlens eines Zentralzylinders zwei Typen des Organbaues unterscheiden können: Organe mit Zentralzylinder und äquale Organe; bei den äqualen Organen hätte man dann noch zwischen solchen mit kollateralen Leitbündeln und solchen mit konzentrischen Leitbündeln unterscheiden können, diese zweite Einteilung wäre aber der ersten nicht gleichwertig gewesen, sondern vom morphologischen Standpunkte unwichtig; vom physiologischen Standpunkte aus (bezüglich der mechanischen Leistung und der Wirksamkeit für die Wasserleitung) sogar vollkommen unbegründet. Van Tieghem hat nun — wie auf Seite 143 schon gesagt ist — diese Einteilung in Organe mit Zentralzylinder, äquale Organe mit konzentrischen Leitbündeln und äquale Organe mit kollateralen Leitbündeln durchgeführt mit Hilfe des Begriffes der Stele; dabei hat er aber nun scheinbar drei gleichwertige Typen bekommen. Also auch in diesem Falle ist die durch die alte Sachs-de Barysche Nomenklatur ermöglichte Darstellung wohl vorteilhafter als die durch van Tieghems Auffassung bedingte.

Bei der Darstellung der historischen Entwicklung der Stelärnomenklatur habe ich schon jedesmal bei der Besprechung eines einzelnen neuen Namens darauf hingewiesen, von welchem Standpunkte der betreffende Autor bei seiner Begriffsbestimmung ausgegangen ist. Es wurden insgesamt folgende Verhältnisse von den einzelnen Autoren berücksichtigt:

<sup>1)</sup> Bäsecke (1908, p. 35) hat an einem alten Rhizome von *Angiopteris erecta* gefunden, daß es sich bei einem etwaigen Vorkommen einer Primärendodermis nur um die Endodermis der durch das fleischige Rhizomparenchym hindurchtretenden Wurzeln handelt. An einer jungen Achse habe ich mit Schwefelsäure und nach Vorbehandlung mit Eau de Javelle mit Methylenblau keine Leitbündelendodermis nachweisen können.



1. die Morphologie der Leitungsbahnen,
2. die Ontogenie der Leitungsbahnen,
3. die Morphologie der Pflanze,
4. die (vermutliche) Phylogenie der Leitungsbahnen.

Wären diese verschiedenen Gesichtspunkte bei den Begriffsbestimmungen nicht durcheinander geworfen, so hätte wohl eine zweckmäßige Nomenklatur entstehen können; so aber mußte sich eine Nomenklatur ergeben, die wenig brauchbar ist. Es kam z. B. auf diese Weise zustande, daß die gleichen morphologischen Verhältnisse von verschiedenen Autoren mit verschiedenen Bezeichnungen beschrieben wurden. Eine am Ende dieses Kapitels angefügte tabellarische Übersicht mag dies noch im einzelnen zeigen.

Über die phylogenetische Theorie van Tieghems und die daran angeknüpften phylogenetischen Spekulationen ist wenig zu sagen. Es kann niemandem das Recht abgesprochen werden, phylogenetische Theorien aufzustellen und auf Grund derer Spekulationen spezieller Art zu machen. Aber bei solchen Spekulationen müßte eine Prüfung aller denkbaren Möglichkeiten vorgenommen werden. Das hat z. B. Boodle in seiner oben (Seite 151) erwähnten Arbeit nicht getan. Er hat drei Möglichkeiten der Entwicklung angenommen, bei denen jedesmal einer der jetzt vorhandenen Typen den Ausgangspunkt für die Entwicklung bilden soll. Aber ebenso gut könnten sich doch die drei vorhandenen Typen z. B. aus einem vierten ausgestorbenen Typus abgeleitet haben. Boodles Beweisführung stützt sich überdies auf Hypothesen, deren Richtigkeit nicht einmal wahrscheinlich gemacht werden kann. Ähnlich steht es mit dem Scottschen Beweis für die phylogenetische Entstehung der Polystelie bei den Dikotyledonen, der einerseits die an feuchten Stellen wachsenden *Gunnera*-Arten, andererseits die auf Felsen vorkommenden *Auricula*-Arten von Wasserpflanzen ableitet. — Schließlich stützten sich Jeffrey, Gwynne-Vaughan usw. bei den Arbeiten über die Phylogenie des Wasserleitungssystems bei den Pteridophyten auf das biogenetische Grundgesetz. Mögen auch dadurch die Gründe etwas größeren Wert haben, so können ihre phylogenetischen Annahmen doch dadurch nicht bewiesen werden. Herr Prof. Meyer betont, daß dies aus zoologischen Tatsachen abgeleitete Gesetz bei phylogenetischen Spekulationen in der Botanik nur mit sehr großer Vorsicht angewandt werden darf, da z. B. bei den Gefäßpflanzen durch das Vorhandensein der verschiedenartigen Meristeme und durch die Leichtigkeit der Bildung von Folgemeristemen eine selbständige und unmittelbare Anpassung an äußere Verhältnisse leichter vor sich gehen kann als bei den Tieren. Wie leicht Pflanzen durch äußere Einflüsse und Eingriffe zu einer Änderung des Baues ihres Leitungssystems veranlaßt werden können, zeigen die Arbeiten von Simon (1908) und Neef (1914). Wird ein Teil des Leitbündelsystems durch irgend einen äußeren Eingriff ausgeschaltet, so ist nämlich die Pflanze fähig, sich sofort einen Ersatz zu schaffen, und zwar geschieht dies dann an Stellen, an denen normalerweise nie Leitelemente entstehen können. Vielleicht ist auch die ver-



schiedenartige Ausbildung der Endodermen bei den Equiseten auf äußere Einflüsse zurückzuführen, indem nämlich der Feuchtigkeitsgrad des Standortes entschieden haben könnte, ob eine Zylinderendodermis oder eine Zylinderendodermis und Innenendodermis ausgebildet und somit die Achse in Peridrom und Zentralzylinder differenziert wird, oder ob Leitbündelendodermen angelegt werden und dadurch die Achse äqual wird (vergl. Plant, 1909, p. 51). Nach Wigglesworth (1907) scheint auch der Bau der Plattenbündel der Lycopodien durch den infolge der Widerstände im Boden unregelmäßigen Verlauf des Stammes beeinflußt werden zu können.

Ich werde nun noch einige Arbeiten anführen, die für die historische Entwicklung unwichtig waren und daher in den Kapiteln III—V übergangen wurden. Für die Kritik sind sie aber von Wichtigkeit, weil sie zeigen, wie die Stelärtheoretiker mit dem Begriff der Stele gearbeitet haben, welche Deutereien sie infolge der mangelhaften Definition der Stele ihren phylogenetischen Spekulationen zuliebe machen konnten und zu wie verschiedenen Ergebnissen sie dabei oft kamen.

An erster Stelle sei auf einen Widerspruch hingewiesen, der sich in den van Tieghemschen Definitionen selbst findet und dadurch zustande gekommen ist, daß van Tieghem in diesem Fall statt der Morphologie der Leitungsbahnen die von ihm vermutete Phylogenie in den Vordergrund stellt. Van Tieghem stellt *Botrychium* — wie schon auf Seite 148 gesagt ist — zur „Gamomeristelle mit vereinigten Leitbündeln“, die er definiert, indem er annimmt, daß das Leitungssystem von *Botrychium* phylogenetisch durch Verschmelzung von „Meristelen“ entstanden ist. Nach de Bary (1877, p. 295) besitzt aber *Botrychium* ein meist ringsum geschlossenes Bündelrohr, das nur durch oft sehr schmale Blattlücken unterbrochen ist; überdies existiert nach Bäsecke (1908, p. 34) bei allen *Botrychium*-Spezies — außer *Botrychium lanuginosum* — eine Zylinderendodermis. *Botrychium* besitzt also Zentralzylinder und Peridrom und hätte somit nach van Tieghem eigenen Definitionen bei alleiniger Betrachtung der Morphologie der Leitungsbahnen zur Monostele gestellt werden müssen.

Ein ähnlicher Widerspruch findet sich bei der van Tieghemschen Untersuchung der Equiseten; außer van Tieghem haben sich ferner noch andere Autoren mit den Equiseten beschäftigt und sind zu anderen Ergebnissen gekommen, obgleich sie von den gleichen Voraussetzungen ausgingen. Ich will deshalb hier die verschiedenen Arbeiten kurz zusammenstellen.

Es gibt drei Typen des Achsenbaus bei den Equiseten; bei allen sind die Leitbündel kollateral:

1. Die Leitbündel sind von Leitbündelendodermen umgeben.
2. Nach außen wird das von den Leitbündeln gebildete Bündelrohr gegen das Peridrom durch eine Zylinderendodermis, nach innen gegen das Mark durch eine Innenendodermis begrenzt.
3. Die Leitbündel werden von einer gemeinsamen Zylinderendodermis umgeben.

Stets treten Leitbündelverbindungen nur in den Knoten auf. Im ersten Falle ist die Achse äqual, im zweiten und dritten ist sie in Zentralzylinder und Peridrom differenziert.

Den ersten Typus bezeichnet van Tieghem selbstverständlich als Astelie und zwar als Diallydesmie, wie es ja auch nach seinen Definitionen zu erwarten war. Bei dem zweiten Typus sollte Gamodesmie vorliegen, die dadurch entstanden sei, daß die Leitbündelendodermen seitlich mit einander zu einer inneren und äußeren Zylinderendodermis verschmolzen seien (van Tieghem, 1890, pg. 370—371). Bei dem dritten Typus sah van Tieghem zunächst Monostelie (vergl. das von 1891 datierte Lehrbuch „Traité de Botanique“, p. 1415): nach den Definitionen konnte ja auch nur die Bezeichnung Monostelie die richtige sein. Aber schon vor dem Erscheinen des Lehrbuches widerruft van Tieghem diese Ansicht in seiner Arbeit über Equiseten (1890, p. 371). Er sagt dort ausdrücklich, daß auch hier Astelie und zwar wieder Gamodesmie vorliege und daß es ein Irrtum gewesen sei, diesen Fall als Monostelie zu bezeichnen. Er sucht seine neue Ansicht damit zu begründen, daß er sagt, es handele sich hier um einen Stillstand der Entwicklung; es sei freilich nicht die innere Endodermis selbst in der Entwicklung zurückgeblieben, sondern die plissements subérisés seien nicht entwickelt. Welchen Zweck diese auf nichts gestützte Deuterei hat, bleibt unklar; van Tieghem gibt keinen Grund an, der ihn zu dieser Hypothese geführt habe. Vielleicht hat er alle Spezies der Gattung *Equisetum* unter einen Typus gestellt, damit ihm nicht vorgehalten werden konnte, seine entwicklungsgeschichtlichen Theorien seien haltlos, da, wie das Beispiel der nah mit einander verwandten Equiseten zeige, den zugrunde gelegten morphologischen Typen keine phylogenetische Bedeutung zukomme.

Demgegenüber deutet Strasburger (1891, p. 441 ff.) alle bei den Equiseten vorliegenden Fälle als Monostelie. Er sucht diese Auffassung zu begründen durch folgende Betrachtung: Der kollaterale Bau der einzelnen Gefäßbündel drängt zu der Vorstellung, daß in der Tat das gesamte innere Gewebe des Stammes als ein einziger Zentralzylinder aufzufassen sei. Bei den Arten mit äußerer Gesamtendodermis entspricht diese der innersten Rindenschicht. Die Einzelendodermen und eine stellenweise vorhandene innere Gesamtendodermis sind dagegen „aus Elementen des Grundgewebes des Zentralzylinders gebildet worden. . . .“ „Daß in denjenigen Fällen, in welchen die Gefäßbündel von Einzelendodermen umgeben sind, die innerste Rindenschicht sich nicht als besondere Haut um den Zentralzylinder markiert, die Grundgewebe dort vielmehr ohne Grenze in einander übergehen, darf nicht Wunder nehmen. Die physiologische Veranlassung zur Ausbildung einer Endodermis an jener Stelle fällt eben weg“ (p. 442—443).

Jeffrey (1897, p. 869) hält die Gamodesmie für den ursprünglichen Zustand bei den Equiseten. Zylinderendodermis und Innenendodermis sollen zuerst vorhanden gewesen sein; die beiden

anderen Fälle sind dann hieraus (in der Phylogenie) entwickelt. Später kommt dann Jeffrey zu einem ganz anderen Ergebnis (1899, I, p. 183). Nach einem Vergleich mit ihren Vorfahren meint er, das Leitungssystem der Equiseten sei eine Siphonostele und zwar liege Kladosisphonie vor.

Campbell (1905, p. 465) lehnt diese Auffassung ab, da erstens das ganze Leitungssystem aus dem „Periblem“ (ontogenetisch) entstehe und zweitens die für die Kladosisphonie charakteristischen „Zweiglucken“ (ramular gaps), die Jeffrey annimmt, vorhanden seien (morphologisches Kriterium), auch wenn keine Zweige entwickelt sind.

Nach unserer Darstellungsweise müßten die Equiseten-Achsen in der auf Seite 157 angegebenen Weise beschrieben werden. Um zu zeigen, daß man sich die phylogenetische Entstehung der verschiedenen Typen der Equiseten auch noch anders vorstellen kann und zwar auf Grundlage wichtigerer durch die Paläobotanik sicher gestellter Tatsachen, mag folgendes angeführt werden:

Die Vorfahren der Equiseten, die Calaminarien, besaßen im primären Zustande wie die jetzigen Equiseten ein Bündelrohr (wahrscheinlich) ohne Zylinder- und Leitbündelendodermen. Aus dem primären Bündelrohr ging dann bei ihnen in der Ontogenie durch sekundäres Dickenwachstum ein Rohrbündel hervor (Solms, 1887, p. 304 ff.; Scott, 1909, p. 15 ff.; Potonié, 1912, p. 193). Das sekundäre Dickenwachstum ging den klein bleibenden Formen der Equiseten verloren, vielleicht weil ihr primäres Bündelrohr für die erforderlichen physiologischen Leistungen ausreichte. Zum Schutze der Leitbündel wurden dann aber Endodermen angelegt, und zwar bildete sich bei den extremsten Trockenbewohnern (*Equisetum arvense*, *E. pratense*) eine Zylinderendodermis, die weniger gute Abgrenzung der Leitungsbahnen, bei den an feuchten Stellen stehenden Arten (z. B. *Equ. variegatum*) Zylinder- und Innenendodermis und bei den ausgesprochenen Wasserformen (*E. limosum*), die mit wechselndem Wasserstand zu rechnen haben, Leitbündelendodermen aus (vergl. Plaut, 1909, p. 50—51).

Von der Achse der Lycopodien hatte van Tieghem zuerst, als er die Stelenlehre begründete, eine Auffassung, die er später nie wieder erwähnt. Er schreibt in seiner ersten hierher gehörigen Arbeit (van Tieghem und Douliot, 1886, III, p. 315): „Dans les *Lycopodium*, *Psilotum* et *Tmesipteris*, la stèle subit une série de bifurcations (morphologisch) dans des plans rectangulaires, mais chaque fois le parenchyme se divise aussitôt et la tige se dichotomise dans sa totalité; il en résulte que chaque branche ne contient jamais qu'une stèle, tandis que la tige, considérée dans son ensemble, est polystélisque.“ Später in seinen Lehrbüchern (1891, p. 1423; 1898, p. 177) bezeichnet van Tieghem, indem er nur die einzelnen Zweige des Sproßsystemes berücksichtigt, die Lycopodien als monostel. Demgegenüber glaubt Strasburger (1891, p. 458; 1897, p. 249; 1902, p. 266), es liege Gamostelie vor, also ein Spezialfall der Polystelie. Er begründet diese Behauptung



mit der Annahme, daß das Leitungssystem bei den Lycopodien durch Verschmelzung mehrerer „Stelen“, wie sie bei *Selaginella* vorliegen (in der phylogenetischen Entwicklung), entstanden sei. Campbell (1905, p. 495) teilt diese Anschauung. Dagegen vertreten Jones (1905), Wigglesworth (1907, p. 211) und Lotsy (1909, p. 433) wieder van Tieghems Auffassung, da sie meinen, es liege kein Grund vor, eine (phylogenetische) Verschmelzung von Leitbündeln hier anzunehmen. Nach unserer Bezeichnungsweise ist die Lycopodien-Achse in Peridrom und Zentralzylinder differenziert (Endodermis fehlt) und im Zentralzylinder liegt ein endodermfreies Plattenbündel.

Bei den *Ranunculus*-Arten kommen im Stengel teils nur Leitbündelendodermen, teils nur eine Zylinderendodermis vor. Demgemäß hatte van Tieghem diese Achsen, da die Leitbündel zwar Endodermen besitzen, aber nicht konzentrisch sind, teils als astelisch, teils als monostelisch bezeichnet. Dagegen wendet Strasburger (1891, p. 311–312) ein: „Soll aber wirklich Stele gleichbedeutend mit Zentralzylinder benutzt werden, wie es ja auch van Tieghem will, so läßt sich einerartige Auffassung des Baues der betreffenden *Ranunculus*-Arten nicht rechtfertigen. Vergleichend-morphologische Gesichtspunkte müssen über die histologischen gestellt werden und die morphologische Deutung bestimmen. Solche Vergleiche müssen aber zu dem Ergebnis führen, daß in allen *Ranunculus*-Arten die Grenze zwischen Rinde und Zentralzylinder an derselben Stelle liegt und daß diese somit monostel gebaut sind.“

Als letztes Beispiel will ich nun noch die Arbeiten über Orchideen-Knollen besprechen.

Über die Entstehung der Orchideen-Wurzelknollen schreibt schon vor der Aufstellung der Stelärtheorie Weiß (1880, p. 118), es sei „wahrscheinlich, daß an der Bildung einer Wurzelknolle, wenigstens bei denen, die sich handförmig spalten, mehrere Faserwurzeln sich beteiligen, die verwachsen<sup>1)</sup>, sich verdicken und so die Wurzelknolle darstellen.“ An dieser Annahme über die Entstehung halten auch die Stelärtheoretiker fest. Van Tieghem und Douliot (1886, III, p. 318) besprechen die Orchideen-Wurzeln als erste vom Standpunkte der Stelärtheorie. Sie sagen: „Les tubercules des *Orchis*, *Ophrys* etc., possèdent, comme on sait, un plus ou moins grande nombre de stèles distinctes dans une écorce commune, mais toutes ces stèles s'attachent indépendamment, quoique en des points très voisins, sur le rameau qui porte le tubercule; elles ne dérivent pas l'une de l'autre par voie de division. Ce tubercule est donc constitué par un faisceau de racines congrescentes et non par une racine polystélétique. C'est un des exemples qui montrent le mieux combien il est nécessaire de dégager la polystélie vraie des illusions produites par la congrescence.“ (Vergl.

<sup>1)</sup> Ob eine phylogenetische Verwachsung oder ontogenetische Verschmelzung von mehreren Wurzelanlagen gemeint ist, ist aus dieser und den folgenden Arbeiten nicht zu ersehen.



auch van Tieghem, 1891, p. 689; 1898, p. 79—80). Strasburger (1891, p. 429—430) schließt sich dieser Auffassung an; er weist noch besonders hin auf die Ausbildung der Endodermen um die „Stelen“. Schönte (1903, p. 156), der die Polystelie in Achsen und Wurzeln sonst überhaupt nicht mehr anerkennt, meint, daß die Orchideenknollen, gerade weil sie durch Verwachsung entstanden seien, als polystel bezeichnet werden müßten. White (1907, p. 12) kommt auf Grund eingehender vergleichend-anatomischer Untersuchungen zu dem Schluß, die Orchideen-Knollen seien nicht durch Verschmelzung zahlreicher Wurzeln entstanden, sondern aus einer Wurzel durch Anschwellung. Es liege also Polystelie vor und diese sei in der von van Tieghem für die Priemele beschriebenen Weise (ontogenetisch) entstanden.

Nach A. Meyer (1886, p. 185 ff.; 1891, p. 211) sind die Orchideen-Knollen folgendermaßen gebaut: Sie sind umgeben von einem Epiblem, das stellenweis noch Wurzelhaare trägt; darunter liegt ein sehr reduziertes Peridromparenchym in Gestalt einer einzigen Zellschicht; darauf folgt eine Endodermis (Zylinderendodermis). Innerhalb dieser Endodermis liegt nun nicht — wie bei normalen Monokotyledonen-Wurzeln — ein polyarches radiales Leitbündel, sondern es liegen dort, eingelagert in Schleimzellen führendes, stark reiches Parenchym eine ganze Anzahl, ungefähr 30, radiale Leitbündel, welche meist in der Peripherie der Knolle verlaufen, teilweise auch in der Mitte. Jedes dieser Leitbündel besitzt nun noch eine eigene Endodermis (Leitbündelendodermis). Nach unserer Auffassung ist also der fertige Zustand der *Orchis*-Knollen folgendermaßen zu beschreiben: Die *Orchis*-Knollen sind in Peridrom und Zentralzylinder differenziert, der Zentralzylinder ist von einer Zylinderendodermis umgeben, und die in dem Zentralzylinder liegenden Leitbündel sind außerdem von je einer Leitbündelendodermis umgeben. Früher hielt es Herr Prof. Meyer für nicht unwahrscheinlich, daß die *Orchis*-Knollen nur aus einer einzigen Wurzel entstanden seien, weil eine Zylinderendodermis vorhanden ist. Es müßte dann angenommen werden, daß jede Anlage zu einem Tracheen- oder Siebstrang des Wurzelleitbündels zu einem vollständigen Leitbündel geworden wäre. Mit Rücksicht auf die unter seiner Leitung im Marburger Botanischen Institut von Krömer (1903), Rumpf (1904), Müller (1906), Mager (1907), Bäsecke (1908) und Plaut (1909) angestellten Untersuchungen über Endodermen hält er es jetzt aber auch nicht für unmöglich, daß die Knollen (phylogenetisch) aus zahlreichen Wurzeln entstanden sind, jedes Wurzelleitbündel seine Endodermis beibehalten hat, obwohl sie nicht mehr notwendig ist, und daß die Zylinderendodermis sekundär hinzugetreten ist, um die als Reservestoffbehälter dienende Knolle nach außen abzugrenzen. Somit wäre auch die periphere Lage der Zylinderendodermis und die mangelhafte Ausbildung des Peridroms erklärlich.

Ich will nun noch zwei Übersichten zusammenstellen, die nochmals illustrieren mögen, wie verfehlt die Darstellungsweise der Stelärtheorie ist:

### Tabellarische Übersicht über die verschiedenen Leitungssysteme, die als „Stele“ bezeichnet sind.

Unter einer Stele wird verstanden:

Im Zentralzylinder liegendes

- radiales Leitbündel mit Endodermis (Wurzel, z. B. van Tieghem und Douliot, 1886, III, p. 276),
- kollaterales Zylinderbündel mit Endodermis (Rhizom von *Trichomanes muscoides*, Boodle, 1900, p. 480),
- konzentrisches Zylinderbündel mit Endodermis (Achse der meisten Hymenophyllaceen, Boodle, 1900),
- konzentrisches Rohrbündel mit Endodermis (verschiedene *Schizaea*-Achsen, Boodle, 1901, p. 373 ff.),
- bikonzentrisches Rohrbündel ohne Mark mit Endodermis (*Lindsaya*, Tansley und Lulham, 1902, p. 157 ff.),
- bikonzentrisches Rohrbündel mit Mark mit Endodermis (*Loxsoma*, Gwynne-Vaughan, 1901, I, p. 71 ff.),
- Plattenbündel ohne Endodermis (*Lycopodium*-Achse, van Tieghem, 1891, p. 1423; 1898, p. 177),
- Bündelrohr aus kollateralen Leitbündeln mit Zylinderendodermis (Phanerogamenachsen mit Zentralzylinder, van Tieghem und Douliot, 1886, III, p. 276),
- Bündelrohr aus kollateralen Leitbündeln ohne Zylinderendodermis (Achse von *Vicia*, van Tieghem, 1898, p. 178),
- Bündelrohr aus konzentrischen Zylinderbündeln ohne Zylinderendodermis (= Diktyostele von Brebner, 1902, p. 523).
- Bündelrohr aus bikollateralen Leitbündeln ohne Endodermis (*Cucurbita*-Achse, Brebner, 1902, p. 520),
- Bündelgruppe aus kollateralen Zylinderbündeln oder aus konzentrischen (leptozentrischen) Rohrbündeln und kollateralen Zylinderbündeln — mit oder ohne Zylinderendodermis (Monokotyledonen-Achsen, Brebner, 1902, p. 522);

in äqualen Organen liegendes

- konzentrisches Zylinderbündel mit Endodermis (*Auricula*, van Tieghem, 1886, I, p. 99),
- konzentrisches Zylinderbündel ohne Endodermis (*Ceratopteris*-Achse, Shove, 1900, p. 497),
- kollaterales Rinnenbündel mit Endodermis (Blattstiel von *Primula denticulata*, Gwynne-Vaughan, 1897, p. 308 ff.),
- Bündelrohr aus kollateralen Zylinderbündeln mit Leitbündelendodermen (Equiseten-Achsen, Strasburger, 1891, p. 441).

Demgegenüber wurde in folgenden Fällen, in denen eine Differenzierung im Peridrom und Zentralzylinder vorliegt, der Zentralzylinder nicht als Stele angesehen, sondern anders gedeutet: Zentralzylinder der Equiseten mit Zylinderendodermis (van Tieghem, 1890, p. 371),

Zentralzylinder der Lycopodien (Strasburger, 1891, p. 458 u. a. a. O.),

Zentralzylinder der *Botrychium*-Achse (van Tieghem, 1898, p. 179),

Zentralzylinder der Orchideen-Wurzeln (van Tieghem u. a.).

**Tabellarische Übersicht über die Stelärnomenklatur.**

Stelärbezeichnung:	Übertragung in unsere Nomenklatur:	Bemerkungen:
Monostele:	1. Zentralzylinder von beliebigem Bau mit, oder ohne Endodermis. 2. Bündelrohr aus kollateralen Leitbündeln mit Leitbündelendodermen.	Nach van Tieghems Definition. Beispiel: Equiseten mit Leitbündelendodermen.
Polystele:	Es sind mehrere Rohr- oder Zylinderbündel in äqualem Organe vorhanden.	Nur Querschnittsbild ist berücksichtigt.
Dialystele:	Die konzentrischen Leitbündel in einem äqualem Organ sind isoliert.	
Gamostele:	Konzentrisches Rohrbündel oder Plattenbündel.	Phylogenetische Entwickl. berücksichtigt.
Astelia:	Ein äquales Organ enthält nur kollaterale Leitbündel.	Querschnittsbild berücksichtigt.
Schizostele:	desgl.	
Astelia:	Die Achse enthält nur prosenchymatische Leitelemente.	Nur von van Tieghem (1906) für Moose angewandt.
Gamodesmie:	Bündelrohr oder Rohrbündel, das durch phylogenetische Verschmelzung entstanden sein soll.	Phylogenie berücksichtigt.
Dialydesmie:	Bündelrohr aus kollateralen Leitbündeln.	Nur Querschnittsbild berücksichtigt.
Bistelia:	Zwei konzentrische Leitbündel in äqualem Organe.	Nur Querschnittsbild berücksichtigt.
Siphonostele:	Rohrbündel.	Räumliche Gestalt berücksichtigt.
Ektophloische Siphonostele:	Konzentrisches Rohrbündel.	Querschnittsgestalt berücksichtigt.
Amphiphloische Siphonostele:	Bikonzentrisches Rohrbündel.	desgl.
Phyllosiphonie:	In einem Rohrbündel sind Blattlücken vorhanden.	Morphologie der Pflanze berücksichtigt.
Kladosiphonie:	Zweiglücken vorhanden.	
Adelosiphonie:	Bündelrohr mit Verbindungen.	Räumliche Gestalt und Ontogenie berücksichtigt.
Perfekte Stele:	Konzentrisches Zylinderbündel.	Querschnittsbild berücksichtigt.
Imperfekte Stele:	Stark gewölbtes kollaterales Rinnenbündel.	desgl.
Meristele:	Kollaterales Leitbündel, auch konzentrisches.	Ontogenie berücksichtigt. (bei Brebner, 1902, p. 523).

Zentroxyle Monostele:	Konzentrisches Leitbündel oder Bündelrohr aus kollateralen Leitbündeln.	Nur Querschnittsbild berücksichtigt.
Perixyle Monostele:	Radiales Leitbündel oder Plattenbündel	desgl.
Mesostele:	Ein Organ enthält einen Zentralzylinder und peridromständige Leitbündel.	desgl.
Dialymeristele:	Siehe Dialydesmie.	
Gamomeristélie dialydesme (oder Gamom. mit isolierten Leitbündeln):	Bündelrohr aus kollateralen Leitbündeln mit gemeinsamer Innen- und Zylinderendodermis oder nur mit Zylinderendodermis.	Vermutliche Phylogenie berücksichtigt.
Gamomeristélie gamodesme (oder Gamom. mit vereinigten Leitbündeln):	Konzentrisches Rohrbündel mit Endodermis oder sehr dichtes Bündelrohr aus kollateralen Leitbündeln mit Zylinderendodermis.	desgl.
Monostélie superposée:	Siehe zentroxyle Monostele.	
Monostélie alternée:	Siehe perixyle Monostele.	
Polystélie superposée:	Unterschied nicht zu ermitteln, da die Definitionen und Beschreibungen mir nicht zugänglich waren.	
Polystélie alternée:		
Eustele:	Bündelrohr aus kollateralen oder bikollateralen Leitbündeln.	Nur Querschnittsbild berücksichtigt.
Aktinostele:	Radiales Leitbündel oder Plattenbündel.	desgl.
Ataktostele:	Bündelgruppe aus kollateralen oder konzentrischen und kollateralen Leitbündeln od. Bündelrohr aus bikollateralen Leitbündeln.	desgl.
Homodesmische Ataktostele:	Bündelgruppe, die nur eine Art von Leitbündeln enthält.	desgl.
Heterodesmische Ataktostele:	Bündelgruppe, die zwei Arten von Leitbündeln enthält.	desgl.
Haplostele:	Konzentrisches Zylinderbündel.	desgl.
Medullated haplostele:	Konzentrisches Rohrbündel.	desgl.
Solenostele:	Konzentrisches oder bikonzentrisches Rohrbündel mit Blattlücken.	Räumliche Gestalt berücksichtigt.
Diktyostele:	Bündelrohr mit Bündelverbindungen.	desgl.



Siphonische	Bündelrohr aus konzentrischen	desgl.
Diktyostele:	Leitbündeln m. Verbindungen.	
Adelosiphonische	desgl., aber mit akzessorischen	desgl.
Diktyostele:	Leitbündeln.	
Protostele:	Identisch mit Haplo- und Aktinostele.	Ontogenie berücksichtigt.
Hysterostele:	Konzentrisches Zylinder- oder Rohrbündel.	desgl.
Euemeristelie:	Bündelgruppe aus konzentrischen Rohr- oder Zylinderbündeln (für <i>Auricula</i> ).	Querschnittsgestalt und vermutliche Phylogenie berücksichtigt.
Haplomeristelie:	desgl. (für Farne).	desgl.
Subkollaterale Stele:	Übergangsform zwischen kollateralem Rinnenbündel und konzentrischem Zylinderbündel.	Querschnittsbild berücksichtigt.
Lindsaya-Typus:	Bikonzentrisches Rohrbündel mit exzentrisch liegendem Siebteil ohne Mark.	desgl.
Tubularstele:	= Siphonostele.	
Type homogène:	= Thallus.	

Wollte man nun aber für alle möglichen Fälle einen Spezialnamen vom Standpunkte der Stelärtheorie haben, so würde diese Nomenklatur von etwa fünfzig Namen nicht einmal ausreichen. Ich möchte nur noch auf einige besonders auffällige derartige Beispiele hinweisen:

Es gibt in der Stelärnomenklatur keine Möglichkeit, radiale Leitbündel und Plattenbündel zu unterscheiden. Sie werden unter den Namen „perixyle Monostelie“ oder „monostélie alternée“ oder „Aktinostelie“ zusammengefaßt. — Ebenso werden unter homodesmischer Ataktostele erstens verschiedene Fälle, die bei den Monokotyledonen-Achsen vorkommen, verstanden, und zweitens das Bündelrohr der Cucurbitaceen-Achsen mit bikollateralen Leitbündeln. — Sodann fehlen schließlich Bezeichnungen für das in einem Zentralzylinder liegende kollaterale Zylinderbündel z. B. bei *Trichomanes muscoides* und das in einem Zentralzylinder liegende bikollaterale Leitbündel, z. B. bei *Asplenium obtusifolium*. Beide werden einfach als „Stelen“ bezeichnet.

## Literaturverzeichnis.

1. de Bary, A., Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne. Leipzig 1877.
2. Bäsecke, P., Beiträge zur Kenntniss der physiologischen Scheiden der Filicinen-Achsen und -Wedel sowie über den Ersatz des Korkes bei den Filicinen. (Botanische Zeitung. Bd. 66. p. 25—88. Leipzig 1908; auch Dissertation Marburg.)
3. Belli, S., Endoderma e periciclo nel genus *Trifolium* in rapporto colla teoria della stelia di van Tieghem e Douliot. (Mem. della Reale

- Accademia delle Science di Torino. Serie II. Tom. XLVI. p. 353—443. Turin 1896.)
4. Boodle, L. A., Comparative Anatomy of the *Hymenophyllaceae*, *Schizaeaceae*, and *Gleicheniaceae*. I. On the Anatomy of the *Hymenophyllaceae*. (Annals of Botany. Vol. XIV. p. 455. 1900.)
  5. — II. On the Anatomy of the *Schizaeaceae*. (Annals of Botany. Vol. XV. p. 359—422. 1901.)
  6. Bower, F. O., „Farne im weitesten Sinne. Pteridophyten.“ (Im Handwörterbuch der Naturwissenschaften. Bd. III. p. 912—991. 1913.)
  7. Brebner, G., On the Anatomy of *Danaea* and other *Marattiaceae*. (Annals of Botany. Vol. XVI. p. 517. 1902.)
  8. Campbell, D. H., The Structure and Development of Mosses and Ferns. New-York 1905.
  9. Chauveaud, G., L'appareil conducteur des plantes vasculaires et les principales de son évolution. (Annales des sciences naturelles. Botanique. Sér. 9. T. 13. p. 113—439. 1911.)
  10. Gerresheim, E., Über den anatomischen Bau und die damit zusammenhängende Wirkungsweise der Wasserbahnen in Fiederblättern der Dikotyledonen. (Bibliotheca botanica. Heft 81. 1912. Auch Dissertation Marburg.)
  11. Gibson, R. J. H., Contributions towards a Knowledge of the Anatomy of the Genus *Selaginella*. Part. IV. (Annals of Botany. Vol. XVI. p. 449. 1902.)
  12. Gwynne-Vaughan, D. T., On Polystely in the Genus *Primula*. (Annals of Botany. Bd. XI. p. 307—325. London 1897.)
  13. — Observations of the Anatomy of Solenostelic Ferns: I. *Lorsoma*. (Annals of Botany. Vol. XV. p. 71—98. 1901.)
  14. — Some Observations upon the vascular Anatomy of the *Cyatheaceae*. (Annals of Botany. Vol. XV. p. 776—777. 1901.)
  15. Haberlandt, G., Physiologische Pflanzenanatomie. Leipzig 1909.
  16. Jeffrey, E. C., The Morphology of the Central Cylinder in Vascular Plants. (Report of the British Association for the Advancement of Science. p. 869—870. Toronto 1897.)
  17. — The Development, Structure and Affinities of the Genus *Equisetum*. (Mem. Bost. Soc. Nat. Hist. Vol. V. Nr. 5. p. 155—190. 1899.)
  18. — The Morphology of the Central Cylinder in the Angiosperms. (Trans. Canad. Inst. VI. p. 599. 1899.)
  19. — The Anatomy and Development of the Stem in the Pteridophyta and Gymnosperms. (Annals of Botany. Vol. XV. p. 779. 1901.)
  20. — The Structure and Development of the Stem in the Pteridophyta and Gymnosperms. (Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Ser. B. Vol. 195. p. 119—146. 1903.)
  21. Jones, C. E., The Morphology and Anatomy of the Genus *Lycopodium*. (Trans. Linn. Soc. 1905.)
  22. Kamiensky, Zur vergleichenden Anatomie der Primeln. Diss. Straßburg 1875.
  23. Krömer, K., Wurzelhaut, Hypodermis und Endodermis der Angiospermenwurzeln. (Bibliotheca botanica. Heft 59. 1903. Auch Dissertation Marburg.)
  24. Lachmann, P., Recherches sur la morphologie et l'anatomie des Fougères. (Comptes Rendus. T. 101. p. 603. Paris 1885.)

25. Lotsy, J. P., Vorträge über botanische Stammesgeschichte. Bd. II. Jena 1909.
26. Mager, H., Beiträge zur Anatomie der physiologischen Scheiden der Pteridophyten. (Bibliotheca botanica. Heft 66. 1907. Auch Diss. Marburg.)
27. Meyer, A., Beiträge zur Kenntnis pharmakognostisch wichtiger Gewächse. VIII. Über die Knollen der einheimischen Orchideen. (Archiv der Pharmazie. Bd. 24. p. 185—285. 1886.)
28. — Wissenschaftliche Drogenkunde. Berlin 1891.
29. — Erstes mikroskopisches Praktikum. 2. Aufl. Jena 1907; 3. Aufl. 1915.
30. Meyer, Fr. J., Bau und Ontogenie des Wasserleitungssystems der vegetativen Organe von *Viola tricolor* var. *arvensis*. Dissertation. Marburg 1915.
31. Müller, H., Über die Metakutisierung der Wurzelspitze und über die verkorkten Scheiden in den Achsen der Monokotyledonen. (Botan. Zeitg. Bd. 64. 1906. Auch Diss. Marburg.)
32. Mylius, G., Das Polyderm. Eine vergleichende Untersuchung über die physiologischen Scheiden Polyderm, Periderm und Endodermis. (Bibliotheca botanica. Heft 79. 1912. Auch Diss. Marburg.)
33. Nägeli u. Leitgeb, Entstehung und Wachstum der Wurzeln. (Beiträge zur wiss. Bot. H. 4. 1868.)
34. Neef, F., Über Zellumlagerungen. Ein Beitrag zur experimentellen Anatomie. (Zeitschr. f. Bot. Bd. VI. p. 465—547. 1914.)
35. Plaut, M., Untersuchungen über die physiologischen Scheiden der Gymnospermen, Equisetaceen und Bryophyten. Diss. Marburg 1909.
36. Potonié, H., Grundlinien der Pflanzen-Morphologie im Lichte der Paläontologie. Jena 1912.
37. Rippel, A., Anatomische und physiologische Untersuchungen über die Wasserbahnen der Dikotylen-Blätter mit besonderer Berücksichtigung der handnervigen Blätter. (Bibliotheca botanica. Heft 82. 1913. Auch Diss. Marburg.)
38. Rumpf, G., Rhizodermis, Hypodermis und Endodermis der Farnwurzel. (Bibliotheca botanica. Heft 62. 1904. Auch Diss. Marburg.)
39. Russow, E., Vergleichende Untersuchungen der Leitbündel-Kryptogamen. (Memoires de l'Academie impériale des sciences de St. Pétersbourg. Sér. 7. T. 19. p. 1—207. 1873.)
40. Sachs, J., Lehrbuch der Botanik. Leipzig 1868; 4. Aufl. 1874.
41. Schoute, J. C., Die Stelärtheorie. Jena, Groningen 1903. Auch Diss. Jena 1902.
42. Scott, D. H., Origin of Polystely in Dicotyledons. (Annals of Botany. Vol. V. p. 514. 1890—91.)
43. — Studies in Fossil Botany. 1909.
44. — Prof. Jeffrey's Theory of the Stele. (The New Phytologist. Vol. I. p. 207—212. 1902.)
45. Shove, R. F., On the Structure of the Stem of *Angiopteris evecta*. (Annals of Botany. Vol. XIV. p. 497—525. 1900.)
46. Simon, S., Experimentelle Untersuchungen über die Entstehung von Gefäßverbindungen. (Ber. d. Dtsch. Botan. Ges. Bd. 26. (Festschrift.) 1908.)
47. Solms-Laubach, H. Graf zu, Einleitung in die Paläophytologie vom botanischen Standpunkte aus. Leipzig 1887.

48. Solms-Laubach, H. Graf zu. Referat über „Brebner, On the Anatomy of *Danaea* and other *Marattiaceae*.“ (Botan. Zeitg. Bd. 61. Abt. 2. p. 37. 1903.)
49. — Referat über „Schoute, Die Stelärtheorie“. (Botan. Zeitg. Bd. 61. Abt. 2. p. 147. 1903.)
50. Strasburger, E., Histologische Beiträge. Heft III; Über den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen. Jena 1891.
51. — Das botanische Praktikum. 3. Aufl. Jena 1897. 4. Aufl. 1902.
52. — u. M. Koernicke, Das botanische Praktikum. 5. Aufl. Jena 1913.
53. —, L. Jost, H. Schenk u. G. Karsten, Lehrbuch der Botanik. 11. Aufl. Jena 1911.
54. Fitting, H., L. Jost, H. Schenk, C. Karsten, Lehrbuch der Botanik. 12. Aufl. Jena 1913.
55. Tansley, A. G. u. R. B. Lulham, On a new Type of Fernstele, and its probable phylogenetic Relations. (Annals of Botany. Vol. XVI. p. 157—164. 1902.)
56. van Tieghem, Ph., Recherches sur la symétrie de la structure des plantes vasculaires. (Ann. des scienc. natur. Botan. Sér. 5. T. 13. p. 5—314. 1870—71.)
57. — Structure de la tige des Primevères nouvelles du Yun-nan. (Bull. de la soc. botan. de France. T. 33. p. 95. 1886.)
58. — et H. Douliot, Sur les tiges à plusieurs cylindres centraux. (Bull. de la soc. botan. de France. T. 33. p. 213. 1886.)
59. — — Sur la polystélie. (Ann. d. scienc. natur. Botan. Sér. 7. T. 3. p. 275—322. 1886.)
60. — Sur la limite du cylindre central et de l'écorce dans les Cryptogames vasculaires. (Journ. de Botan. T. 2. p. 369. 1888.)
61. — Sur le dedoublement de l'endoderme dans les Cryptogames vasculaires. (Journ. de Botan. T. 2. p. 404. 1888.)
62. — et H. Douliot, Recherches sur l'origine des membres endogenes dans les plantes vasculaires. (Ann. d. scienc. natur. Botan. Sér. 7. T. 8. 1888.)
63. — Remarques sur la structure de la tige des Prêles. (Journ. de Botan. T. 4. p. 366—373. 1890.)
64. — Traité de Botanique. 2. éd. Paris 1891.
65. — Eléments de Botanique. 3. éd. Paris 1898; 4. éd. Paris 1906.
66. Vaupell, Untersuchungen über das peripherische Wachstum der Gefäßbündel der dikotylen Rhizome. Leipzig 1855.
67. Weiß, J. E., Anatomie und Physiologie fleischig verdickter Wurzeln. (Flora. Bd. 63. p. 81 123. 1880.)
68. White, J. H., On the Polystely in Roots of *Orchidaceae*. (University of Toronto Studies, Biological Series. No. 6. 1907.)
69. Wigglesworth, G. A., The young Sporophytes of *Lycopodium complanatum* and *Lycopodium clavatum*. (Annals of Botany. Vol. XXI. p. 211—234. 1907.)
70. Worsdell, W. C., The Evolution of the vascular Tissue of Plants. (Botan. Gaz. Vol. 34. p. 216. 1902.)
71. — The Stelar Theory. (The New Phytologist. Vol. 2. p. 140—144. 1903.)  
[Besprechung von Schoutes Stelärtheorie.]



# Beiträge zur Kenntnis der floralen und extrafloralen Nektarien.

Von

Hans Böhmker

aus Neudorf bei Eutin.

## Inhaltsverzeichnis.

	Seite
<b>Einleitung</b> . . . . .	171
<b>Einzeluntersuchungen</b> . . . . .	174
<b>I. Extraflorale Nektarien</b> . . . . .	174
<i>Acacia cephedroides</i> , <i>A. uncinella</i> , <i>A. longifolia</i> , <i>A. cornigera</i> , <i>A. lophantha</i> , <i>A. maerantha</i> . . . . .	174
<i>Marcgravia dubia</i> . . . . .	179
<i>Pithecolobium Saman</i> . . . . .	181
<i>Sambucus ebulus</i> , <i>S. nigra</i> . . . . .	182
<i>Impatiens scabrida</i> . . . . .	183
<i>Viburnum americanum</i> . . . . .	184
<i>Ricinus communis</i> . . . . .	185
<i>Momordica cochinchinensis</i> . . . . .	187
<i>Clerodendron fragrans</i> . . . . .	188
<i>Banisteria chrysophylla</i> . . . . .	189
<i>Prunus avium</i> , <i>P. armeniaca</i> , <i>P. cerasus</i> , <i>P. persica</i> , <i>P. Padus</i> . . . . .	190
<i>Passiflora coerulea</i> . . . . .	193
<i>Orymaria Linnaei</i> . . . . .	194
<i>Gossypium indicum</i> . . . . .	194
<i>Vicia faba</i> . . . . .	195
<i>Ligustrum vulgare</i> . . . . .	196
<i>Silene orientalis</i> . . . . .	197
<b>II. Florale Nektarien</b> . . . . .	197
<b>a. Dicotylae</b> . . . . .	197
<b>1. Choripetalae</b> . . . . .	197
<i>Euphorbia splendens</i> . . . . .	197
<i>Bougainvillea glabra</i> . . . . .	199
<i>Aquilegia Skinneri</i> . . . . .	199

<i>Ranunculus Kernerii</i> . . . . .	200
<i>Capparis spinosa</i> . . . . .	201
<i>Crambe grandiflora</i> . . . . .	202
<i>Althaea sulphurea</i> . . . . .	203
<i>Tropaeolum majus</i> . . . . .	204
<i>Linum flavum</i> . . . . .	205
<i>Sedum angulatum</i> . . . . .	205
<i>Passiflora coerulea</i> . . . . .	207
2. <i>Sympetalae</i> . . . . .	208
<i>Gentiana brevidens</i> . . . . .	208
<i>Borrago officinalis</i> . . . . .	209
<i>Orobancha speciosa</i> . . . . .	210
<i>Nicotiana Sanderae</i> . . . . .	212
<i>Gloxinia hybrida</i> . . . . .	213
<i>Symphoricarpos racemosa</i> . . . . .	214
<i>Cucumis sativus</i> . . . . .	215
<i>Cucurbita Pepo</i> . . . . .	216
<i>Colonopsis orata</i> . . . . .	216
<i>Campanula Vitalii</i> . . . . .	217
b. <i>Monocotylae</i> . . . . .	217
1. <i>Septalnektarien</i> . . . . .	217
Allgemeine anatomische Verhältnisse . . . . .	217
<i>Butomus umbellatus</i> . . . . .	218
<i>Allium nutans</i> . . . . .	221
<i>Ornithogalum pyrenaicum</i> . . . . .	221
<i>Yucca angustifolia</i> . . . . .	222
<i>Kniphofia hybrida</i> . . . . .	223
<i>Agapanthus umbellatus</i> . . . . .	224
<i>Funkia coerulea</i> . . . . .	224
<i>Galtonia candicans</i> . . . . .	225
<i>Hemerocallis citrina</i> . . . . .	225
<i>Crocus dalmaticus</i> . . . . .	225
<i>Gladiolus Gandarensis</i> . . . . .	226
<i>Musa sanguinea</i> . . . . .	227
2. <i>Nektarien am Perigon und epigyne Drüsen</i> . . . . .	229
<i>Lilium Martagon, L. candidum</i> . . . . .	229
<i>Fritillaria imperialis</i> . . . . .	231
<i>Colchicum speciosum</i> . . . . .	233
<i>Tulipa silvestris</i> . . . . .	234
<i>Alstroemeria aurantiaca</i> . . . . .	234
<i>Iris hybrida</i> . . . . .	235
<i>Hedychium maximum</i> . . . . .	236
3. <i>Ersatz der Nektarien durch Futterwarzen</i> . . . . .	237
<i>Stanloopea insignis</i> . . . . .	237
<b>Zusammenfassung</b> . . . . .	238

## Einleitung.

Sowohl über florale als extraflorale Nektarien liegen zahlreiche Untersuchungen vor, die allerdings zum großen Teile nur die anatomischen Verhältnisse dieser Organe behandeln. In nur wenigen Abhandlungen finden sich auch Angaben über deren Inhaltsstoffe, die dann aber meist sehr allgemein gehalten sind. So erschien eine eingehendere Untersuchung über die in dieser Beziehung vorkommenden Gesetzmäßigkeiten wünschenswert. Das Ziel der vorliegenden Arbeit war, solche für das Verhalten von Gerbstoff und Stärke zu verfolgen. Aus diesem Grunde habe ich auf anatomische Verhältnisse weniger Rücksicht genommen und sie meist nur vor der Besprechung der Inhaltsstoffe zur Orientierung kurz skizziert. Gleichzeitig habe ich auf eventl. vorliegende Literatur verwiesen. Schon bei den Voruntersuchungen fiel mir in einzelnen Nektarien ein besonderer Kalziumoxalatgehalt auf, und daher habe ich auch diesem einige Beachtung geschenkt.

Auf eine eingehendere Besprechung der vorliegenden Literatur kann ich verzichten, da sie sich bei Behrens usw. findet. Nur werde ich kurz auf die Arbeiten eingehen, die die Inhaltsstoffe berücksichtigt haben: Hier ist als erste die Arbeit von Bonnier<sup>1)</sup> zu nennen, der vor allem zahlreiche Untersuchungen über den Zuckergehalt in den Nektarien angestellt hat.

Ein Jahr später erschien die Arbeit von Behrens über die Nektarien der Blüten, der z. T. die Stärkeverhältnisse berücksichtigt.

Morini gibt eine zusammenfassende Darstellung über den Nektar- und Stärkeverhältnisse in Anschluß an seine anatomischen Untersuchungen.

Einzelne Angaben über Inhaltsstoffe finden sich in Stadlers Beiträgen zur Kenntnis der Nektarien und Biologie der Blüten; desgl. bei Aufrecht: Beitrag zur Kenntnis extrafloraler Nektarien.

Auch in Schwendts Arbeit: Zur Kenntnis der extrafloralen Nektarien finden sich nur allgemeine Angaben über Inhaltsstoffe, vor allem über den Gerbstoff.

Das von mir untersuchte Material wurde vom Sommer 1913 bis zum Sommer 1914 im botanischen Garten zu Göttingen, dessen Nomen-

<sup>1)</sup> Die Werke der genannten Autoren finden sich im Literaturverzeichnis.

klatur auch benutzt wurde, gesammelt. Es wurde mit konzentriertem Kaliumbichromat  $\frac{3}{4}$  Stunde injiziert, ca 5 Tage im Dunkeln aufbewahrt und dann ausgewaschen. Der hierbei ausgefallene branne Niederschlag wurde als Gerbstoff bezeichnet.

Zur Prüfung auf Stärke wurde nur in wenigen Fällen frisches Material benutzt, meist konserviertes.

In letzterem Falle entsprechen sich die angegebenen Stadien für Gerbstoff und Stärke vollkommen, da ich die eine Hälfte der Schnitte für die Gerbstoff-, die andere für die Stärke-Untersuchung verwandte. Auf diese Weise konnten nicht verschiedene Entwicklungsstadien fälschlich verglichen werden, wenn es sich um die Beziehung zwischen Gerbstoff und Stärke handelt. Zum Nachweis von Stärke diente Chloraljud.

Die einzelnen Objekte sind in den Einzeluntersuchungen so angeordnet, daß die extrafloralen Nektarien vorangestellt und diese wieder nach anatomischen Gesichtspunkten gruppiert sind. Die floralen Nekt. folgen einander nach ihrer Stellung im natürlichen System.

## Literatur.

(Nur im Text angeführte Arbeiten sind hier genannt.)

Aufrecht, S., Beitrag zur Kenntnis extrafloraler Nektarien. Diss. Zürich 1891.

Behrens, W. J., Die Nektarien der Blüten. (Flora. 1879.)

Berthold, G., Protoplasmamechanik. Leipzig 1886.

— Untersuchungen zur Physiologie der pflanzlichen Organisation. I. II. 1. Leipzig 1898; 1904.

Bonnier, G., Les nectaires, étude critique, anatomique et physiologique. (Ann. d. scienc. natur. Botan. Sér. 6. Tom. 8. Paris 1878.)

Correns, C., Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der extranuptialen Nektarien von *Dioscorea*. (Sitzber. d. k. Akad. d. Wiss. zu Wien. Math.-naturw. Klasse. Bd. 79. Abt. 1. 1888.)

Czapek, F., Biochemie der Pflanzen. I. II. Jena 1905. Auch 2. Aufl. 1913. I. 503.

Elsler, E., Das extrafl. Nektarium und die Papillen an der Unterseite bei *Diospyros discolor* Willd. (Sitzber. d. k. Akad. d. Wiss. zu Wien. Math.-naturw. Kl. Bd. 116. I. 1907.)

Graßmann, P., Die Septalnektarien. (Flora. 1884.)

Haberlandt, G., Physiologische Pflanzenanatomie. 4. Aufl. Leipzig 1909.

Kerner von Marilaun, A., Pflanzenleben. I. Leipzig 1888.

Klenke, H., Über das Vorkommen von Gerbstoff und Stärke in den Assimilationsorganen der Leguminosen. Diss. Gött. 1912.

Kohl, F., Anatomisch-physiologische Untersuchung der Kalksalze und Kieselsäure in der Pflanze. Marburg 1889.

Knuth, P., Handbuch der Blütenbiologie. I—III. Leipzig 1898; 1904; 1905.



- Meyer, A., Lehrbuch der Agriculturchemie. 4. Aufl. I. 1895.
- Morini, F., Contributo all' anatomia ed alla fisiologia dei nettarii estranuziali. (Memorie della accademia di Bologna. Ser. 4. Tom. 7. 1886.)
- Paasche, E., Beiträge zur Kenntnis der Färbungen und Zeichnungen der Blüten und der Verteilung von Anthocyan und Gerbstoff in ihnen. Diss. Göttingen 1910.
- Porsch, O., Erläuternder Text zu den Knyschen Wandtafeln (zu Taf. 111 u. 112). Berlin 1908.
- Reinke, J., Beiträge zur Anatomie der an Laubblättern, bes. an den Zähnen derselben vorkommenden Sekretionsorgane. (Pringsh. Jahrb. f. wiss. Botanik. 1876.)
- Schniewind-Thies, J., Beiträge zur Kenntnis der Septalnektarien. Jena 1897.
- Schwendt, E., Zur Kenntnis der extrafloralen Nektarien. (Beih. zum Botan. Centralbl. 1907.)
- Stadler, S., Beiträge zur Kenntnis der Nektarien und Biologie der Blüten. Diss. Zürich 1886.
- Wagner, E., Über das Vorkommen und die Verteilung des Gerbstoffs bei den Crassulaceen. Diss. Göttingen 1887.

## Häufig gebrauchte Abkürzungen.

ausgen. = ausgenommen	N. = Niederschlag
ä. = äußere	Nekt. = Nektarium
Bdl. = Bündel	Pal. = Palisaden
bes. = besonders	Pap. = Papillen
brt. = breit	Par. = Parenchym
desgl. = desgleichen	Phyll. = Phyllodium
diff. = diffus	polyëdr. = polyëdrisch
Ep. = Epidermis	Sch. = Schicht
Fr.-Kn.-W. = Fruchtknotenwand	sez. = sezernierend
folg. = folgend	Sept.-Nekt. = Septalnektarien.
G. = Gerbstoff	Stad. = Stadium
gef. = gefärbt	St. = Stärke
Gef. = Gefäß.	Vergr. = Vergrößerung
Gr. = Grund	Verh. = Verhältnis
i. = innere	vollk. = vollkommen
Idiobl. = Idioblasten	vorh. = vorhanden
isod. = isodiametrisch	Z. = Zelle
lg. = lang	z. T. = zum Teil
Max. = Maximum	zw. = zwischen

## Einzeluntersuchungen.

### I. Extraflorale Nektarien.

*Acacia ephedroides*. Kons. 6. 2. 14.; 10. 7. 13.

Der Nekt. sitzt am Rande des Phyllodiums, ca. 1 cm von der Basis der Blattspreite. Es wurden 4 Stadien untersucht.

1. altes Phyll. (letztes aus dem vorigen Jahre); 2—4 erstes, drittes, sechstes Phyll. desselben jungen Triebes.

Sekretionsart: Diffusion.

Anatomie: 2 Hauptgefäßstränge in der Mitte des Phyll.; ein kleines Gef.-Bdl. dem Nekt. gegenüber. Mehrere kleine Gef.-Bdl. direkt unterhalb der kurzen vierreihigen Pal. In der Nähe des Nekt. ist die Pal.-Sch. nur noch ein- bis zweifach, am äußersten Rande ganz reduziert. Das Nekt. ist von verschiedenen Scheiden umgeben. Auf das aus polyëdrisch-konzentrisch gelagerten Zellen aufgebaute Nekt. folgen nach dem Gr.-Par. zu: Verholzte Zone, dann Gef.-Bdl. und endlich Sklerenchymfasern. In das Nekt.-Gew. führt von oben her ein langer, etwas gewundener Spalt, bis ungefähr zur Mitte hinab. Die ein wenig gestreckten Epidermiszellen dieses Spaltes entsprechen an Größe den Epidermiszellen des Phyll., doch ist die Kutikula sehr dünn im Vergleich zu der sehr dicken des Phyll. Unter dieser Epidermis liegen in der Mitte polyëdr.-isod. Zellen, die von einer Zone mit wenig gestreckten Zellen umgeben sind. Im Rad.-Schnitt finden wir eine ellipsoide Gestalt des Nekt. Die Austrittsöffnung des Spaltes liegt in der Mitte. Gefäße führen von beiden Seiten ans Nekt. hinaus, teilen sich und umgeben es vollständig. Interz. konnte ich im Nekt. nicht konstatieren.

Chlorophyll: Nur in den Pal. vorhanden, Nekt. ist vollkommen chlorophyllfrei.

Gerbstoff: Stad. I. Die Epidermis des Phyll. ist hellbrann gefärbt (mittelviel G.), schaumiger N. Viel diff. G. liegt in den Pal., nach innen abnehmend. Eine starke Steigerung erfährt die G.-Lagerung im Wassergewebe, besonders in den Z. direkt unterhalb der Pal. (tiefbraun). Eine geringe Anhäufung solcher G.-reicher Z. findet sich unterhalb des Nekt. In den Gef.-Bdln. kommen selten G.-führende Z. vor. Die Sklerenchymschicht ist g.-frei. Im Nekt. selbst ist der G. in großen Tropfen, dunkelbraun, ausgefallen, gleichmäßig verteilt. Einige wenige Z. sind g.-frei. Die Ep.-Z.

des Spaltes und einige subep. Zellen enthalten schaumigen, gelbbraunen N.

Stad. II. Im Phyll. wie bei I. Im Nekt. ist der Farbton im ganzen derselbe, also nicht wie bei I differenziert. Der N. ist hellgelb, schaumig, z. T. wenig tropfig in kleinen Vakuolen des plasmareichen Inhalts (wie bei Vegetationspunkten). Nur findet sich eine starke Anhäufung an der äußeren Seite des Spaltes, tiefbraun, sehr viel G. Dieselben Verh. bei Stad. III.

Stad. III. In den Pal. mehrschmutzig-brauner N., im Wassergewebe fehlen noch die meisten g.-führenden Z. Es sind nur einige wenige vorhanden. Das Nekt. ist noch nicht ausgebildet. An der Spitze des Nekt. fehlt auch in der Ep. des Phyll. der G. noch vollkommen. Das Gewebe hat eben mit der Überwallung begonnen, ist noch ganz meristematisch. Das Nekt. wird also angelegt, wenn alle anderen Gewebe fertig angelegt sind. Der G. fehlt in diesen Partien vollkommen.

Vergleichen wir diese 4 Stadien miteinander, so konstatieren wir die erste G.-Ablagerung an den äußersten Teilen der Überwallung, also in der Nähe der Phyll.-Ep. Mit fortschreitendem Alter nimmt der G. in den peripheren Schichten des Nekt. zuerst zu. Die sek. Ep.-Z. erhalten sich am längsten jugendlich und führen schaumig-kleintropfigen Niederschlag gegenüber den älteren Partien mit großtropfigem. Die G.-Lagerung tritt im Nekt. gleichzeitig mit der im Wassergewebe auf, in den Pal. schon früher.

Stärke: Im ganzen Gew. ist von St. keine Spur erkennbar. Nur ein frisch geschnittenes Objekt vom 2. 8. 13 zeigte mittelviel in den Pal., wenig in einzelnen Z. der Stärkescheiden (violett). Sehr geringe Spuren im Gr.-Par. Nekt. ist aber frei, desgl. die Ep. des Phyll.

Kristalle: Fehlen im Nekt. Eine geringe Anhäufung von Oktaedern scheint unterhalb und an den Seiten des Nekt. in der Parenchymscheide der Bdl. stattgefunden zu haben. Im Grundgewebe sehr selten Kalziumoxalat.

*Acacia uncinella.* Kons. 10. 7. 13; 6. 2. 14.

Sekretionsart: Diffusion.

Anatomie und Lage: Wie bei *A. ephedroides*: nur ist das Wassergewebe hier nicht so breit. Der Spalt im Nekt.-Gew. ist kürzer und die Höhlung am Grunde viel weiter. Sie erreicht einen Durchmesser von ca.  $\frac{1}{3}$  der ganzen Nekt.-Breite. Die Membran ist oben verschleimt.

Gerbstoff: (6. 2. 14, ausgewachsenes Phyll. eines jungen Triebes.) Das Nekt. enthält sehr viel G., die Ep. viel. Die oberen Partien weisen teils großtropfigen bis traubigen N., teils diff. auf; beide tiefbraun, sehr viel. Die Tropfen nehmen unten im Nekt. an Größe ab, auch die Farbe ist hier etwas heller. Die das Nekt. umgebenden Z.-Sch. sind g.-frei. Im Wassergewebe finden sich viele g.-führende Z., bis dicht unterhalb der Pal.-Sch., einige in der Mitte. Der N. liegt hier peripher; dunkel. Der Zellsaft ist

verhältnismäßig wenig (braunrot) gefärbt. Die Ep.-Z. enthalten, bis auf wenige Z. G., hellbraune Tropfen in hellerer diff. Grundsubstanz. Die Gef.-Bd. sind fast ganz g.-frei.

Chlorophyll: Fehlt im Nekt.

Stärke: (frisch. Mat. 10. 7. 13.) Nekt. ist vollkommen stärkefrei, desgl. die Ep. des Phyll. Reichlich St. liegt in der Nähe des Nekt. in den Pal. bis etwas über das Nekt.-Gew. hinaus, am meisten in der 2. Pal.-Sch. In den übrigen Pal. findet sich wenig St. (feinkörnig). Ein anderes Objekt vom selben Tage zeigt ganz ähnliche Verhältnisse, nur ist hier überall etwas mehr St. vorhanden.

*Acacia longifolia.* Kons. 10. 7. 13.

Lage, Anatomie, Sekretionsart: Wie bei *A. ephedroides*.

Gerbstoff: Die sez. Ep.-Z. des Spaltes führen tropfig-diff. hellgelben N., der allmählich nach der Mitte zu abnimmt, dabei allmählich schaumig werdend. Die periphere Partie des Nekt.-Gew. ist g.-frei. Die Ep.-Z. des Phyll. enthalten peripher ausgefallenen N., sehr wenig, nur die 1. Pal.-Sch. führt N., der dunkler als der des Nekt. ist, hell, selten dunkelbraun. Sehr häufig sind ganze Zellpartien farblos. Seltener enthält die 2. Pal.-Sch. G. Im Wassergewebe zahlreiche, große, braun gefärbte, g.-führende Z., teils direkt unterhalb der Pal., teils auch in der Mitte (zahlreich!).

Auffallend ist bei diesem Objekt, daß das frische Material zunächst keine G.-Färbung zeigte, erst nach einigen Tagen fiel dieser in den Glycerin-Präparaten diffus braun aus, und nach Monaten fand ich bei der Durchsicht des Materials die im kons. Material dunkelbraun gefärbten Z. wunderbar leuchtend rot gefärbt. Diese Rotfärbung tritt selten in der 1. Pal.-Sch. und in der Ep. auf, fast regelmäßig an dieser Stelle am Rande des Phyll. Schwach rot ist auch das Nekt. bis zur Mitte gefärbt. Schon bei ziemlich jungen Phyll. tritt diese Rotfärbung auf. Erst bei dem ca. 4 mm langen Objekt blieb sie aus. Das Objekt war (wahrscheinlich) mit Chloraljod behandelt. Nachprüfungen haben keine Rotfärbung, weder mit Jodjodkalium noch mit Chloraljod ergeben, auch noch nicht nach  $3\frac{1}{2}$  Monaten.

Stärke: (frisch. Mat. 10. 7. 13.) Im Nekt. keine St. vorhanden! In der Umgebung wenig (blau), in der 2. Pal.-Sch. viel, in der 1. wenig, ziemlich gleichmäßig verteilt, etwas weniger in der Nähe des Nekt. Im Xylemteil der G.-Bd. findet sich sehr viel St. (hellbraun-violett). Auch im Gew. zwischen den nebeneinanderliegenden Gef.-Bdln. sehr viel St.

*Acacia cornigera.* Kons. 9. 8. 13.; 17. 3. 14 (nicht sez.).

Nekt. sitzt am Petiolus. Untersucht wurden 3 Stad.:

1. altes Blatt (9. 8. 13); 2. Petiolus 8 cm, Nekt. 2 mm lang;
3. Petiolus 2,1 cm, Nekt. 0,7 mm lang.

Sekretionsart: Diffusion.

Anatomie: (vergl. Schwendt, p. 264.) Es stellt anatomisch den Übergang dar von *A. lophantha* zu den an *A. ephedroides* etc.



vorhandenen Nektarien. Wie Schwendt nachgewiesen hat, läßt die Vorwölbung bald nach, in der Mitte zu wachsen, nur die Flanken wachsen und bilden eine Überwallung, allerdings ist eine Einsenkung wie bei *A. ephedr.* nicht vorhanden. Die Mitte ist verwachsen. Die ziemlich großen Zellen des Nekt. sind nach der Mitte zu gerichtet. In der Mitte sind die Zellen verholzt und mit Poren versehen. Die Kutikula ist in der Mitte der Prominenz sehr dünn, daneben sehr dick.

Gerbstoff: Wie bei *Acacia lophantha*, so enthält auch hier das sez. Gew. mehr G. als die Umgebung. Besonders reichlich liegt an der Grenze zum Gr.-Par., sehr viel, tiefbraun. Heller gefärbt sind die inneren Zellen, die in der Mitte wieder etwas dunkler werden. In der sez. Ep. sehr viel N., in der Ep. der Rinde viel, hellbraun, im Gr.-Par. selten traubig-tropfiger N. Das Material vom 17. 3. 14 zeigt dieselben Verhältnisse. Das frisch geschnittene Objekt zeigte einen etwas anderen Bau. Das Nekt. verzweigt sich am Grunde und bildet 3 lappenförmige Anhängsel, doch bleiben die anatomischen Verhältnisse dieselben. Auch die G.-Verhältnisse ändern sich nicht. Am Rande sind die Grenzzellen reich an N., großtropfig (2—4 Z. breit), darauf folgen Z. mit traubig-tropfigen N. in diff. Grundsubstanz. Die Tropfen werden nach der Mitte zu wieder größer und färben sich intensiver, doch erreichen sie den dunklen Farbton der Grenzschicht nicht ganz. Stad. II: dieselben Verhältnisse, nur tritt die Grenzschicht nicht so scharf hervor wie bei I, auch sind die G.-Tropfen nicht so klar wie bei I; der G. scheint z. T. schaumig zu sein.

Stärke: (kons. 9. 8. 13.) Das Nekt. selbst ist vollkommen st.-frei, desgl. die das Nekt. abgrenzenden Z.-Schichten. Das Mark des Petiolus ist reich mit St. erfüllt (tiefblau), teils grob, teils feinkörnig. Die Gef.-Bdl. sind fast ganz stärkefrei, desgl. die Sklerenchymschicht. Erst in der St.-Scheide tritt wieder viel St. auf. Das frisch geschnittene Objekt zeigt dieselben Verhältnisse, im Mark war nur noch wenig St. vorhanden. Das Nekt. scheint also älter zu sein. Ein anderes, frisch geschnittenes Objekt zeigte mir im Rad.-Schnitt dieselben St.-Mengen wie beim kons. Material. Auffallend war hier allerdings die St.-Färbung. Sie war meist purpurrot-violett gefärbt; meist feinkörnig. Material vom 17. 3. 14: Wenig Stärke nur in der Stärkescheide. Hungerzustand!

#### *Acacia lophantha*. Kons. 15. 1. 14.

Das Nekt. befindet sich am Petiolus des doppelt gefiederten Blattes. Untersucht wurden 8 Stad. I—III: Länge des doppelt gefiederten Blattes 14,5; 7,5; 5,0. IV—VIII: Blättchen noch eingerollt, Länge 4,5; 2,7; 1,2; 1,0; 0,8 mm.

Sekretionsart: Diffusion.

Anatomie: Von den im Petiolus ringförmig angeordneten Gef.-Bdl. gehen Seitenäste in das Nekt., die sich hier rasch verzweigen und unter der sez. Schicht blind endigen. Im Petiolus

haben wir zu unterscheiden: Mark, Gefäßbündelring, Bastring, Rinde und Epidermis. Durch das Nekt. werden nur die Rinde und Ep. beeinflusst, abgesehen davon, daß Seitenbdl. vom Hauptbdl. abgehen. Unterhalb der Vorwölbung beginnen die parenchymatischen Rindenzellen, die Richtung auf das Nekt. zu einzunehmen. Zunächst behalten sie ihre Größe bei, bis etwa zur Höhe der normalen Rinde. Dann werden die Zellen etwas engmaschiger, es treten feine Interz. auf. Hierauf folgt eine etwas gestreckte Zone (4—5 Z.-Sch.), und in der sez. Sch. selbst (16—18 Z.-Sch.) werden die Z. nach außen zu rundlich polyëdrisch. Typisches Nekt.-Gew. Die Membranen sind dünner als in der übrigen Rinde geblieben. Die Ep.-Z. sind etwas rechteckig, unterscheiden sich aber in der Größe nicht von dem darunterliegenden Gew., doch sind sie größer als die normalen Ep.-Z. Die sonst sehr starke Kutikula wird viel dünner. Wie die jungen Stadien erkennen lassen, wird das Nekt. erst sehr spät angelegt. Stad. VI zeigt die schon etwas fortgeschrittene Vorwölbung, doch sind in ihr schon alle Gew. differenziert. Stad. VII noch jugendlicher, weniger vorgewölbt. Stad. VIII, in dem schon die Fiederblättchen angelegt sind, zeigt noch keine Anlage des Nekt.

Chlorophyll: Ist in der Rinde des Petiolus vorhanden, im Nekt. nicht.

Gerbstoff: Nach Klenke<sup>1)</sup>: „Ep. dunkelbraun, fast die ganze primäre Rinde gelbbraun, homogen. Einige Zellen des Sklerenchyms, Phloems, Protoxylems, peripheren Marks und der Markstrahlen gelbbraun.“ Auch durch die G.-Lagerung zeichnet sich das Nekt. vor dem normalen Gew. aus. Die Ep. und 1—2 subep. Sch. sind tiefschwarz braun gefärbt; schaumig-homogener N. Die darunter liegenden Z.-Sch. des hyp. Nekt.-Gew. sind sehr viel heller, doch immerhin noch ziemlich dunkelbraun gefärbt; homogen. (Im Hochsommer (2. 8. 13.) in diesen Sch. tropfig, gelblicher N.) Im tiefer liegenden Par. finden sich wieder intensiver gefärbte große Z., bes. zwischen den Gef.-Bdl., ohne regelmäßigen Zusammenhang, doch spärlicher als in dem normalen Rindengewebe. Die übrigen Teile sind normal entwickelt. Stad. IV zeigt eine etwas stärkere G.-Anhäufung, von einer Differenzierung der äußeren Sch. wie beim alten Stad. ist noch nichts zu erkennen. G.-Max. Stad. IV und ff.: G.-Streifen ist nicht mehr so breit wie bei I—III. Stad. VI enthält nur noch in ca. 4—5 Schichten tiefbraunen G. Stad. VII weist nur noch in 3 Sch. G. auf. In diesen jungen Stad. ist auch in der normalen Rinde noch nicht so viel G. wie im Nekt. vorhanden. Man sieht also, daß die Ep. und ersten subep. Sch. in der G.-Lagerung dem übrigen Gewebe ziemlich voran eilen.

Das frisch geschnittene Mat. (9. 8. 13.) wies bei der Durchsicht im März im Nekt. eine rosarote Farbe auf, die untere Grenze bildeten die Gef.-Bdl.-Endigungen. Die äußeren 3 Z.-Sch. waren

<sup>1)</sup> Klenke, H., Über das Vorkommen von Gerbstoff und Stärke in den Assimilationsorganen der Leguminosen. Diss. Göttingen 1912.

ziemlich farblos. Auch in der normalen Rindenpartie tritt die Färbung ein.

Stärke: 15. 1. 14: In allen Stad. im Nekt. keine St. St.-Scheide und Gef.-Bdl. sind gleichfalls st.-frei. Nur im Mark konnte ich in einem Objekt Spuren von St. erkennen. 9. 8. 13: Das Nekt. ist ganz stärkefrei, doch findet sich reichlich St. in der St.-Scheide und im Xylem, Spuren im Mark, ferner zwischen den einzelnen Gef.-Bdl. wenig. Die St. erscheint tiefschwarz und wo weniger vorhanden ist, rötlich-violett. Diese Unterschiede hängen mit Ernährungsverhältnissen zusammen.

Kristalle: Im normalen Stiel finden sich zahlreiche Kristalle von oxalsaurem Kalk (Oktaëder), in der Par.-Scheide reihenweise (fast in jeder Z.) abgelagert und ferner im Mark, hier oft zerstreut, einigermaßen regelmäßig im peripheren Mark. Reichlich Kristalle werden unterhalb des Nekt., meist entlang den Verzweigungen der Gef.-Bdl., im Par. zwischen diesen und über den Endigungen der Zweige, also an der Grenze des typischen Nekt.-Gew., abgelagert. Sehr zahlreiche Kristalle sind schon im Stad. VIII vorhanden, werden also schon sehr früh ausgeschieden.

*Acacia macrantha.* Kons. 9. 8. 13.

Nekt. wird vom Höcker am Petiolus gebildet.

Sekretionsart: Diffusion.

Anatomie: Geschlossener Gef.-Bdl.-Ring. Das Nekt. ist ziemlich scharf vom Grundgewebe gesondert. Die Gef.-Bdl., die auch im Höcker vom Bastring umgeben sind, endigen blind unterhalb des Nekt. Das Nekt. zeichnet sich auch hier durch seine Kleinzelligkeit aus. Die Ep.-Z., etwas rechteckig, unterscheiden sich wenig von den sek. Z., die rundlich polyëdr. gebaut und halbkreisförmig ins Gr.-Par. eingesenkt sind.

Chlorophyll: In den Randpartien des Höckers vorhanden, sehr reduziert im Nekt.-Gew.

Gerbstoff: In den 3—4 subep. Sch. und in der Ep. des Höckers fast überall N., dunkelbraun. Im Gr.-Par. wenig in einzelnen Zellen. Sehr viel G. (homogen) liegt im Nekt.-Gew. und in 1—2 darunterliegenden Schichten (schaumig diff.). In den letzten ist der G. etwas reichlicher als im Nekt.-Gew. vorhanden. Dieses besitzt denselben Farbton wie die Randpartien des Höckers, also umgekehrt wie bei *A. lophantha*. Die normale Ep. enthält sehr wenig G., das Gr.-Par. wenig, schaumig-diff.

Stärke: Fehlt vollkommen im Nekt., desgl. im Höcker, wenig ist in der St.-Scheide des Petiolus und im Xylem vorhanden (dunkelblau).

Kristalle: Sehr selten, nur im Par. des Höckers.

*Marcgravia dubia.* Kons. 26. 8. 13; 9. 2. 14.

Nekt. findet sich auf der Unterseite der Blätter. Untersucht wurden 6 Stad. I. altes Blatt; II. ein Jahr alt; III. erstes aus-

gewachsenes Blatt eines jungen Triebes. Von IV an noch nicht ausgewachsen; Stad. VI Knospenblätter.

Sekretionsart: Diffusion.

Anatomie: Dieses Nekt zeigt große Ähnlichkeit mit dem von *Acacia ephedroides*. Bei schwacher Vergrößerung erscheint das Nekt. perithezienartig ins Gr.-Gew. eingesenkt; seine Basis ist abgeflacht. Eine Endodermis und eine Parenchymscheide umgeben das aus isodiametrisch-polyedr. Z. aufgebaute Nekt. Die Membranen des Nekt.-Gew. sind etwas verdickt, Interz. scheinen zu fehlen. In der Mitte ist das Nekt. bis  $\frac{2}{3}$  seiner ganzen Höhe eingesenkt. Die beiden äußeren etwas gestreckten (1:2) Zellreihen sind radial geordnet. Die Ep. trägt eine mittelstarke Kutikula, die am Grunde der Einsenkung sehr viel dünner ist. Da hier auch die Zellen größer (2:3) und plasmareicher und ihre Membranen dünner sind, scheint hier der Herd der Sekretion zu liegen. Direkt unterhalb der beiden Nekt.-Scheiden sind die etwas gestreckten Z. in der Richtung des Nekt. gelagert. Das Pal.-Gew. ist fast ganz an dieser Stelle unterdrückt. Auf die weitere Umgebung übt das Nekt. in anatomischer Beziehung keinen Einfluß mehr aus. Erwähnt sei an dieser Stelle das überaus reichliche Auftreten von starkverzweigten, schönen Idioblasten, die im ganzen Gew. verteilt liegen.

Gerbstoff: Stad. I. und II. Im Nekt. selbst ist sehr viel gleichmäßig verteilter, feinkörniger, intensiv braun gefärbter N. ausgefallen. Ein Unterschied zwischen Nekt. und Nekt.-Ep. ist nur zu konstatieren, wo der Herd der Sekretion liegt. Diese Stelle ist etwas heller gefärbt. Die Nekt.-Scheiden sind g.-frei. In den folgenden Z.-Sch. treten überaus reichlich G.-Idioblasten auf (tiefbraun). Im übrigen Gewebe finden sich zahlreiche, unregelmäßig verteilte Z. mit mittelviel körnig schaumigem N. Die reich verzweigten Idioblasten sind g.-frei; desgl. die obere Ep. und das zweischichtige Wassergewebe. In der unteren Ep. ist in einigen Zellen schaumiger, teils hell, teils dunkler gefärbter N. zu konstatieren. Stad. III/IV. Die Zellen des ganzen Gewebes sind meist noch kleiner. Die obere und erste subep. Sch. sind wie bei I g.-frei. Im Gr.-Par. ist der G. schaumig ausgefallen, teils tiefbraun, teils heller, nur überall mehr als bei I. Solche tiefbraun gefärbten Z. finden sich besonders reichlich an der Oberseite in der 3.—7. Z.-Sch. angehäuft, desgl. in der linken subep. Schicht der Unterseite. Die untere Ep. ist bis auf wenige Z. g.-frei. In dem Nekt. häuft sich auch hier der G. in riesigen Mengen an. Auch bleiben in diesen Stadien die noch plasmareichen Nekt.-Scheiden g.-frei, auch treten die dann folgenden in I/II so prägnant gefärbten Z. nicht so scharf hervor, da auch das übrige Gew. äußerst reich an G. ist. Das Nekt. ist tiefbraun. Sehr viel weniger G. ist schon in Stad. V zu konstatieren. Zwar läßt sich in der Umgebung des Nekt. eine Anhäufung nicht verkennen, doch in geringerem Maße als bei III/IV. Im Nekt. ist der G. tropfig, außerhalb wie bei III/IV. Die Zellen der Nekt.-Scheide sind noch meristematisch, gerbst.-frei. Die innere Einsenkung ist



in diesem Stad. schon vollendet. Anders in Stad. VI. Die Ep. hat sich hier gerade einzusenken begonnen, das Nekt. ist noch vollkommen meristematisch und g.-frei. Auch ist die Anhäufung in der Umgebung noch verhältnismäßig gering; doch sind die g.-führenden Z. schon tiefbraun gefärbt. Die Nekt.-Scheiden sind noch nicht entwickelt.

Stärke: Stad. I. und II. Stärke ist nur in der St.-Scheide der Gef.-Bdl. und in den Schließzellen der Spaltöffnungen mittelviel (rotviolett) vorhanden. Im Nekt. fehlt die St. vollkommen.

Zusammenfassung: Das Nekt. wird sehr spät angelegt. Das Gewebe erhält sich sehr jugendlich und bleibt zunächst g.-frei, während einzelne Z. der Umgebung schon intensiv gefärbt sind. Die G.-Lagerung beginnt, wenn die Einsenkung fertig ist. Die Endodermis erhält sich sehr lange jugendlich. Im Stad. V ist wohl die Region erkennbar, doch kann von Verkorkung noch keine Rede sein. Im Stad. VI ist das Gew. noch undifferenziert. Auffallend ist die G.-Anhäufung in der Nähe des Nekt.

Kristalle: Im Nekt. selbst sind sehr spärliche Raphiden vorhanden, die im jungen Stad. fehlen. Im Gr.-Par. konnte ich keine Kristalle erkennen.

*Pithecolobium Saman.* Kons. 26. 8. 13. (V) und 6. 2. 14 (I—IV).

Ein großes Nekt. befindet sich auf der Hauptspindel, kurz vor der Insertion der Nebenspindeln. Auch auf den letzteren befinden sich Nekt. (viel kleiner), kurz vor der Insertion der Blättchen. Es wurden nur große Nekt. untersucht, und zwar folgende 5 Stad.: 1) alt; 2) erstes Blatt eines neuen Triebes, 3—5 die nächsten Blätter vom selben Trieb.

Sekretionsart: Diffusion.

Anatomie: Dieses Objekt zeigt eine große Ähnlichkeit mit *Acacia lophantha*. Auch hier ist ein hyp. Nekt.-Gew. vorhanden. Die sez. Ep. aus nur wenig gestreckten Z., die von oben gesehen isodiametrisch erscheinen. Das folgende Gew. ist aus polyëdr. Z. aufgebaut, die Membranen sind ziemlich dick. Interz. konnte ich nicht feststellen. Das Gr.-Par. besteht aus großen polyëdr. bis gestreckten Z., mit sehr kleinen Interz. Auch hier sind die Membranen gleichmäßig verdickt. Gef.-Bdl. führen nicht in das Nekt. hinein, wohl aber bis zur Grenze des Gr.-Par. Sie zweigen sich vom Hauptgefäß schon etwas unterhalb der Vorwölbung ab, lösen sich unter dem Nekt. auf und endigen blind. Alle werden von einer Sklerenchymscheide umgeben.

Gerbstoff: Auffallend ist die G.-Lagerung, da er sich im Blattstiel nur in der Nähe des Nekt. findet (s. u.). Sehr reich an G. sind die Ep.-Z. des Nekt. und ca. 20 Ep.-Z. neben dem Nekt. an den Seiten. Doch sind in der Nekt.-Ep. auch einige Z. g.-frei. Ist er vorhanden, dann ist er großtropfig in diff. Gr.-Substanz oder ist nur diff., dunkelbraun. Ebenso reichlich wie in der Ep. liegt der G. in den 2—3 subep. Sch. des Nekt.-Par. In den tieferen Schichten des Nekt.-Par. liegen nur vereinzelte schwach bräunlich gefärbte Z., die in jüngeren Stad. fehlen.

Die Nekt. der jüngeren Stad. (III) zeigen ähnliche Verhältnisse wie I, nur ist die Färbung noch etwas intensiver, z. T. tiefdunkelbraun. Das Gr.-Gew. enthält nur in dem zwischen den Gefäßen liegenden Par. reichlich G., tiefbraun, ohne bestimmte Anordnung. Am intensivsten ist die Bräunung in Stad. III, weniger intensiv in I, noch weniger in IV. Hier wird also bei zunehmender Entwicklung allmählich G. abgelagert (Max. in III) und nimmt (vielleicht zur Zeit der Sekretion?) wieder ab! Im Grundgewebe des Stengels konnte ich in Stad. I—III nirgends G. finden, nur Stad. IV zeigte mir in Begleitung der Gef.-Bdl. einige wenige Idioblasten. Die Rinde war hier g.-frei. Nach Klenke<sup>1)</sup>: „Einzelne Z. der Ep. und des Vasalpar. dunkelbraun.“

Stärke: Stad. I. St. ist in der direkten Umgebung des Nekt. nicht mehr vorhanden, erst in einiger Entfernung treten im Parench. zwischen den Gef.-Bdl.-Endigungen und z. T. im Sklerenchym sehr wenig St.-Körner auf.

Stad. III. Nekt. ist st.-frei, desgl. die ersten Z.-Sch. des Gr.-Par. An den Seiten des Nekt. im chlorophyllführenden Gew. ist keine St. vorhanden, erst in den tieferen Sch. findet sich viel körnige St., ebenfalls viel in dem zum Nekt. führenden Sklerenchymstrang. In den Gef. ist keine St. zu konstatieren, wohl aber wenig in dem dazwischen liegenden Par. G.-führende Zellen scheinen st.-frei zu sein.

In Stad. IV etwas mehr als bei III.

Stad. V. Sehr viel weniger St. als in III, nur wenig mehr als bei I.

Das St.-Max. liegt also bei IV. Hier fällt das St.-Max. vor das G.-Max.!

*Sambucus ebulus.* Kons. 8. 7. 13.

Langgestreckte, oben etwas eingesenkte Höcker sezernieren. Untersucht wurde ein altes Nekt.

Sekretion: Durch einen Wasserspalt.

Anatomie: (vergl. Bonnier, p. 98.) Die sez. Partie wird hier von großen polyedr. bis rundlichen Z. gebildet, die sich nicht besonders jugendlich erhalten. Ihre Membranen sind etwas kollenchymatisch verdickt. Auf diese ovale Partie folgt ein kleinzelliges Gew., das aber bald im Höcker großzelliger wird; die Z. sind hier etwas gestreckt. Etwas seitlich liegt in diesem Gew. das Gef.-Bdl., das sich nicht zu teilen scheint, sondern nur an einer Seite das Nekt. umgibt. Die Ep. des Höckers ändert sich an der sez. Stelle kaum; nur erscheint sie vom Gew. getrennt, vorgewölbt.<sup>2)</sup> In der Mitte dieser vorgewölbten Ep. befindet sich eine Öffnung. Wahrscheinlich haben wir es hier mit einem Wasserspalt zu tun, einer Sp.-Öff. mit großer Atemhöhle. Da die

<sup>1)</sup> l. c., p. 39.

<sup>2)</sup> Vergl. auch Morini, F., Contributo all' anatomia ed alla fisiologia dei nettarii estranuziali, p. 340. (Memorie della accademia di Bologna. Serie 4. Tome 7 1886.)

Kutikula nicht sehr dünn ist, scheint die Sekretion nur auf diesem Wege zu erfolgen. Im Nekt. sind sehr kleine Interz. vorhanden, im Gr.-Par. ziemlich große.

Chlorophyll: Besonders reichlich im Rindengew. des Höckers vorhanden, es ist im Nekt. stark reduziert.

Gerbstoff: Die Ep.-Z. enthalten mittelmäßig diffusen — darin einige wenige Tropfen — gelbbraunen G. Dieser wird an der Kuppe tiefbraun. Hier nehmen auch die Tropfen an Größe zu oder der Niederschlag ist schaumig in diff. Gr.-Substanz. Wenig schwach gebräunten diff. N. zeigen die Zellen des Nekt.-Par. Die dieses Gew. umgebende Partie enthält sehr wenig G. und im Höcker ist keiner mehr vorhanden. In der Atemhöhle bemerkt man eine äußerst feine Körnelung, das fixierte Sekret; vielleicht beruht diese Körnelung auf Anwesenheit von sehr geringen Spuren von G.

Stärke: Ist nirgends, auch nicht im Höcker vorhanden.

Kristalle: Treten in Form von Kristallsand im Par. des Höckers auf, nie im Nekt.-Par. Entweder sind einzelne Z. mit solchen Kristallen angefüllt, oder mehrere sind zu kurzen Reihen angeordnet, z. T. entlang den Bdl.

### *Sambucus nigra*. Kons. 10. 7. 13.

Lang gestreckte, oben etwas eingesenkte Höcker am Blütenstand (seltener und länger am Blattstiel) sondern Nektar ab.

Sekretion: Findet durch Aufreißen des Gewebes (rhexigener Spalt!) statt. Die Zellen treten auseinander.

Bonnier<sup>1)</sup> sagt zwar: „Je n'ai jamais observé de liquide sucré sur les nectaires de *S. nigra* et *S. ebulus*.“ Doch fand ich im Frühjahr 1914 mehrere Nektarien bei *S. nigra* in Tätigkeit.<sup>2)</sup>

Anatomie: Das Gef.-Bdl., das in den Höcker führt, liegt nicht in der Achse, sondern etwas seitlich. Das Gr.-Par. ist gleichmäßig parenchymatisch, weitleumig. Große Interz. Nur an der Spitze umschließt es eine kleinzelligere Zone, die kolbenförmig eingesenkt ist. In diese endigt das Gef.-Bdl. Die Ep.-Z. sind ziemlich quadratisch, eventl. ein wenig abgeflacht, die an der sez. Stelle keine Veränderung erfahren. Die sehr meristematischen Z. des Nekt. führen noch große Kerne. Interz. sind nicht vorhanden(?).

Chlorophyll: Fehlt oben im Parenchym und im Nekt.

Gerbstoff: Das ganze Gr.-Par. ist mit mittelmäßig diff. N. angefüllt; nur die unteren Partien des Höckers enthalten besonders

<sup>1)</sup> Bonnier, G., des nectaires, étude critique, anatomique et physiologique, p. 98. (Annales des sciences naturelles. Botanique, Serie 6. Tome 8. Paris 1878.

<sup>2)</sup> An dieser Stelle sollten auch die ebenso sich verhaltenden Nektarien von *Impatiens scabrifolia* besprochen werden. Der Verfasser wünschte vor dem Druck aber noch einige andere Imp.-Arten, z. B. *glanduligera*, *Roylei*, nach dieser Richtung zu untersuchen. Das Material dazu war bei Ausbruch des Krieges in der Hauptsache zusammengebracht, die eingehende Untersuchung konnte aber nicht mehr erfolgen. Da mir auch die Notizen über *Imp. scabrifolia* nicht mehr zur Verfügung stehen, so möge dieser kurze Hinweis hier auf das Objekt aufmerksam machen.

in den äußeren Sch. überaus reichlich G. in Form von Idioblasten. Auch an der Spitze finden sich solche, aber nicht in der Ep. Ein Unterschied in der G.-Lagerung zwischen Nekt.- und Gr.-Par. besteht nicht. Nur in einigen Z. des Nekt. auch kleintropfiger Niederschlag.

Stärke: Fehlt in diesem Stad. im ganzen Nekt. und im Gr.-Par.  
Kristalle: Sind nicht vorhanden.

*Viburnum americanum.*

Stad. I. Junges Blatt (Spreite 2,8 cm lang), kons. 17. 4. 14.

Stad. II. Knospe, eben entfaltet (Spreite 1,7 cm lang), kons. 4. 4. 14.

Stad. III. Knospe, noch nicht entfaltet (Spreite 0,8 cm lang), kons. 4. 4. 14.

Stad. IIIa. Kons. 24. 3. 14; frisch. Mat. 23. 8. 13.

Nektarien befinden sich auf Höckern am Grunde des Blattes und des Blattstiels.

Sekretionsart: Durch Sp.-Öff.<sup>1)</sup>

Anatomie: (vergl. Aufrecht, p. 25.) Stark entwickeltes Gef.-Bdl.-System, dessen einzelne Zweige direkt unterhalb des Nekt.-Par. blind endigen. Der Übergang vom weitmaschigen, interz.-reichen Gr.-Par. zum Nekt.-Par. vollzieht sich allmählich. In diesem konnte ich einzelne recht beträchtliche Interz. zwischen den polyedr.-isodiametrisch gebauten Zellen konstatieren (nach Aufrecht fehlen hier die Interz.). Die Ep. des Höckers ist an der sez. Stelle kaum verändert. Die Zellen sind fast kubisch gebaut, vielleicht ein wenig gestreckt. Kutikula ist ziemlich dünn.

Chlorophyll: Fehlt fast ganz im Nekt., sonst im Höcker reichlich vorhanden.

Gerbstoff: Stad. I. Die sez. Ep.-Z. an der Spitze enthalten reichlich gelbbraunen, das subep. Gew. homogen-hellbraunen N. Das Gr.-Par. ist bis auf wenige schaumigen N.-führende Z. g.-frei. Die Ep.-Z. des Höckers enthalten wenig G., nach oben zunehmend. In der linken sub. Sch. sind in den meisten Z. dunkelbraune traubige Ausfällungen zu konstatieren, die sich auch im Stengel wiederfinden, nur etwas größer. Sehr stark gebräunte Idioblasten finden sich in Begleitung der Bdl. im Stengel.

Stad. II. Ähnliche Verhältnisse, nur im sub. N.-Gew. zahlreiche Z. mit dunkelgefärbten, traubigen Ausfällungen.

Stad. III. Ein Unterschied zwischen Ep. und subep. Z. des Nekt.-Gew. ist in der G.-Lagerung nicht zu konstatieren.

Das Gr.-Par. ist noch ganz g.-frei, auch die Ep. und erste subep. Sch. Im Stengel findet sich eine intensivere Bräunung der Idioblasten in Begleitung des Gef.-Bdls. Die in I schwach gefärbte Ep. ist hier noch g.-frei. Die erste subep. Sch. enthält noch schaumig-homogenen N., von traubig-tropfiger Lagerung ist noch nichts zu sehen. Auch die Färbung ist hier viel heller als in I.

<sup>1)</sup> Aufrecht, S. Beitrag zur Kenntnis extrafloraler Nekt. Diss. Zürich 1891.



Stad. IIIa. Zeigt in den Ep.-Z. im Nekt. eine diff., schwach grünlich-braune Färbung wie im Höcker selbst.

Resultat: Die erste G.-Lagerung findet also scheinbar im Nekt. im Par. statt, dann folgt sie in den Ep.-Z.

Stärke: In allen 3 Stadien ist nur in den St.-Scheiden der Gef.-Bdl. St. vorhanden. Das Nekt. ist vollkommen st.-frei. Aufrecht findet im Nekt. von *Vib. Opulus* auch keine St., „hingegen können wir in den an die Gef.-Bdl. angrenzenden Z. des Füllgewebes reichliche Qualitäten von St. finden . . . Eine merkliche Abnahme oder ein Verschwinden von St. zur Zeit der intensivsten sez. Tätigkeit habe ich niemals beobachten können.“

Kristalle: Sind in den 3 Frühjahrsstadien nirgends zu finden (im Nekt. in der Nähe der Blattspreite), doch sind zahlreiche Ca-Oxalat-Drusen im Gr.-Par. des Höckers im Herbstmaterial (Nektarien am Grunde des Stiels) vorhanden; im Nekt. fehlen die Kristalle. Aufrecht gibt allerdings Kristalldrusen „hier und da im Drüsengewebe“ an.

*Ricinus communis*. Kons. 29. 8. 13.

(Lage und Vorkommen der extrafl. Nekt., sowie Anatomie und Sekretion vergl. bei Reinke<sup>1)</sup>, p. 164 ff., Bonnier, p. 90/91 Aufrecht, p. 6 ff.)

Untersucht wurden 5 Stad.: 1. altes Nekt., 2.—5. folgende Stad. Stad. 4 und 5 sind noch vom Deckblatt umhüllt. Stad. 2—4 sind vom selben Trieb und sezernieren.

Sekretion: Durch Abheben und Sprengen der Kutikula.

Anatomie: Die Ep.-Z. des Höckers sind zu prismatischen Z. umgebildet, zwei Schichten. Das Gr.-Gew. ist wenig davon beeinflusst. Die in den Höcker führenden Gef.-Bdl. zerteilen sich schon ganz am Grunde desselben.

Gerbstoff: Aufrecht sagt von sehr jungen Stadien: „In demselben Maße, als die Entwicklung des Nekt. fortschreitet, nimmt der G.-Gehalt an Intensität zu. Hat jedoch das Organ seine definitive Ausbildung erreicht, so läßt sich eine Zunahme ebensowenig feststellen, als mit dem Beginne der Zuckerausscheidung eine Abnahme, ein Zurücktreten von Gerbstoff beobachtet werden kann.“

Auch bei meinen Untersuchungen konnte ich in allen 5 Stadien keine nennenswerten Unterschiede konstatieren, so daß ich die diesbezüglichen Angaben Aufrecht's nur vollauf bestätigen kann. Doch soll auf die einzelne Verteilung des G. hier noch näher eingegangen werden. Da Stad. II normal sezernierte, sei dieses hier beschrieben: Ziemlich viel tropfiger N., schmutzig-grau, liegt in der Ep. und in der 1. subep. Sch. des Höckers. Die Ep. enthält geschlossen G.; in der 1. subep. Schicht sind einige Z. g.-frei.

<sup>1)</sup> Reinke, J., Beiträge zur Anatomie der an Laubblättern, besonders an den Zähnen derselben vorhandenen Sekretionsorgane.

(Pringsheims Jahrb. f. wissenschaftl. Botanik, Bd. 10, 1876.)

Unten am Grunde des Höckers führt meist nur die Ep. G., in der Nähe des Nekt. nimmt die G.-Lagerung etwas zu, man kann häufig noch in der 2. subep. Sch. G. konstatieren. Durch das Nekt. wird auch die Art der G.-Ausfällung beeinflusst. Die beiden gestreckten sez. Z.-Reihen (die 2. Sch. ist nicht immer vorhanden) enthalten der Form der Z. entsprechend ziemlich kleintropfigen Niederschlag in allen Zellen. Die 1. subep. Z.-Sch. führt großtropfigen Inhalt, dazwischen kleintropfigen. Einige Z. sind in dieser Sch. g.-frei. Im Grundgew. enthalten einige wenige, zerstreut liegende, z. T. große Z. tropfigen und schaumigen N., andere diff. oder körnigen in diff. Grundsubstanz (gelbbraun). Am reichlichsten liegen diese Zellen entlang den Gef.-Bdl., allerdings oft g.-freie Z. zwischen sich lassend.

Stärke: Hierfür wurde frisches Mat. verwandt: 1. altes Blatt, 2. jüngeres Blatt, 3. Hauptnerv 3 cm lang, 4. mit Deckblatt versehen, Blatt 1.8 cm lang, 5. 1 cm lang. (1—4 vom selben Blattstand.)

Stad. I. Keine St. vorhanden.

Stad. II. Im Nekt. keine St. vorhanden, auch in den folgenden Stad. nicht. Äußerst wenig ist im Gr.-Par., ebenfalls sehr wenig in den St.-Scheiden der Bdl.

Stad. III. Überall etwas mehr als bei II.

Stad. IV. In den St.-Scheiden sehr wenig bläuliche St., unterhalb des Nekt. keine; nur neben dem Nekt. in der 1. subep. Sch. wenig.

Stad. V. (Vom anderen Blattstand!) 1. und 2. subep. Sch. neben und unter dem Nekt. zeigen sehr wenig, die dann folgenden ca. 8 Z.-Sch. mittelviel feinkörnige St. (violett). Im übrigen Gr.-Par. ist sehr wenig, desgl. in den St.-Scheiden.

Das kons. Mat. zeigt ähnliche Verhältnisse:

Stad. I und II. Keine St. vorhanden.

Stad. III. Unterhalb des Nekt. äußerst wenig feinkörnige St., neben dem Nekt. sehr wenig.

Stad. IV. Keine St.

St. ist also in den sez. Z. nirgends nachgewiesen, äußerst wenig nur im Gr.-Par., und trotzdem findet eine reichliche Sekretion statt. (Aufrecht hat auch nur „in der Nähe der prokambischen Stränge noch ganz junger, erst in der Entwicklung begriffener Gewebekörper vereinzelt Stärkekörner“ angetroffen.)

Kristalle: Auffallend ist das Auftreten von oxalsaurem Kalk (Drusen) eben unterhalb der sez. Stelle bis zum Gef.-Bdl. Es sind nur wenige; im übrigen Gew. keine. Stad. III und IV dieselben Verhältnisse. Nach Aufrecht: „Hin und wieder zeigen sich auch gelegentlich kleine tetragonale Einzelkristalle, wie wir solche auf niedriger Entwicklungsstufe der Nekt. in größerer Menge auftreten sehen.“

Beachtenswert erscheint mir noch, daß im frischen Mat. eine Neubildung der Kutikula zu konstatieren war. Die alte Kutikula verläuft horizontal und vertikal gebogen, sie ist z. T. abgehoben, darunter ist schon eine neue sichtbar. Aufrecht sagt darüber: „Eine Regeneration der Kutikula, wie sie beispielsweise von

Reinke (p. 125) an den Sekretionsorganen der Blattsähne von *Prunus avium* beobachtet worden ist, habe ich an den extrafl. Nekt. von *R. communis* nicht konstatieren können.“

*Momordica cochinchinensis*. Kons. 27. 8. 13 und 12. 3. 14.

1. 8,5 cm lang, 2. 3,3 cm lang.

Nekt. sitzen am Blattstiel dicht unterhalb der Blattspreite in Form von kurzgestielten Wülsten; solche fand ich beim alten Material auch an den Ranken.

Sekretion: Durch Abheben und Zerreißen der Kutikula.

Anatomie: Das Nekt. hat große Ähnlichkeit mit dem von *Ricinus communis*: Weitmaschiges Gr.-Par., dessen Z. in der Nähe der sez. Partie etwas kleiner werden. Die sonst unregelmäßig polyëdr. gebauten Ep.-Z. sind an der sez. Stelle langgestreckt (1:8). Oft treten Quерwände in verschiedener Höhe auf. Der Übergang zu den normalen Z. geht allmählich vor sich. Nur befindet sich unterhalb der sez. Z. eine Parench.-Scheide mit stärkeren Membranen (nach Schwendt verholzt): Endodermis! Die Gef.-Bdl. zerteilen sich ungefährr in halber Höhe des Höckers in einzelne Stränge, die bis an die Par.-Scheide gehen. Zwischen diesen Einzelsträngen bleibt noch normales Par. erhalten. In der Ranke treten im alten Objekt große Steinzellen auf, die im jungen Mat. im Blattstiel noch fehlen.

Chlorophyll: Ist im Höcker reichlich vorhanden, das in der Nähe des Nekt. allmählich abnimmt. Die 2. subep. Sch. enthält sehr wenig, die 1. subep. Sch. und die Ep. selbst enthalten kein Chlorophyll mehr. Im alten Objekt ist das Chl. dunkler gefärbt. Durch diese dunklere Farbe und durch reichlichere Wachsausscheidung scheint die blaugrüne Farbe der Stengel im Herbst bedingt zu sein, die im Frühjahr noch fehlt oder nur schwach hervortritt.

Gerbstoff: Im Höcker ist in beiden Stadien kein G. ausgefallen. Nur das Nekt. enthält im Herbst viel braunen N. Der Niederschlag ist meist homogen, mit einigen großen Tropfen, die unregelmäßig gelagert sind. Auch die Par.-Scheide und ca. 2—3 Z. neben dem Nekt. enthalten diff. G. Andere Verhältnisse zeigt das Frühjahrsmaterial. Hier ist die Bräunung nicht so intensiv, schmutzig grau-braun. Die Gr.-Substanz ist schwach diff. gefärbt, oben und unten in den sez. Z. liegt G., traubig, tropfig, allerdings nicht so in geraden Reihen gelagert wie bei *Banisteria chrysophylla* (s. u.). Die Par.-Scheide ist hier vollkommen farblos!

Stärke: Im alten Mat. ist die sez. Sch. und die 1. subep. Sch. vollkommen stärkefrei, die folgenden Sch. enthalten wenig St., die allmählich nach innen zunimmt. Besondere Anhäufungen (viel) in der Nähe der Gef.-Bdl.-Äste. In den Randpartien und unterhalb der Bdl.-Gabelung fehlt die St. vollkommen.

Die beiden Frühjahrsstad. enthielten keine St., wahrscheinlich, weil die Pflanze in vollem Treiben war und alle zur Verfügung stehenden Nährsubstanzen verbrauchte, vielleicht auch wegen Unterernährung durch Lichtmangel im Gewächshaus.

*Clerodendron fragrans.*

Das Nekt. befindet sich auf der Unterseite des Blattes, in den Winkeln der Hauptnerven. Es wurden 3 Stad. untersucht:

- |    |               |                |       |     |         |       |        |
|----|---------------|----------------|-------|-----|---------|-------|--------|
| 1. | 10,1 cm lang; | 8,7 cm breit., | kons. | 27. | 8.      | 13.   |        |
| 2. | 10,0 "        | "              | 8,8 " | "   | (sez.!) | } 16. | 2. 14. |
| 3. | 3 "           | "              | 2,2 " | "   | "       |       |        |

Sekretion: Durch Abheben und Zerreißen der Kutikula.

Anatomie: Vergl. Reinke, p. 155 und Morini, p. 353.

Auf der Unterseite des Blattes senkt sich plötzlich die Ep ein wenig ein. Das hier sitzende Nekt. wird von prismatischen Z. gebildet, die von einer Endodermis und einer parenchymatischen Scheide<sup>1)</sup> umgeben sind. Durch die Ausbildung dieses Gewebes ist das Gr.-Par. etwas beeinflusst. Die Pal. auf der gegenüber liegenden Seite des Blattes werden erheblich kleiner. Das Schwammpar. wird fast ganz unterdrückt. An seine Stelle treten länglich-strahlig angeordnete Z., die sich alle nach dem Nekt. zu strecken. Je näher die Zellen dem Nekt. liegen, um so kleiner werden sie. Das Nekt. ist kreisrund, da man im Längs- und Rad-Schnitt stets dasselbe Bild erhält. Auf der ganzen Unterseite und z. T. auch auf der Oberseite kommen in jungen Stad. kleine Papillen vor (vielzellig), wie sie schon Morini angibt.

Chlorophyll: Ist unterhalb des Nekt. stark reduziert.

Gerbstoff: In den Ep.-Z. des Nekt. finden wir in diff. Grundsubstanz etwas tropfigen, hellbraunen N. (mehrere größere und kleinere Tropfen in einer Zelle.) Große G.-Tropfen liegen in der Endodermis, daneben ziemlich kleine Tropfen. Hier findet sich auch mittelviel diff., schwach rötlichbrauner N., desgl. in der Parenchymischeide. Die folg. Z. enthalten mehr diff. N. als genannte Z., dafür aber weniger tropfigen (hellbraun). Nach oben zu wird die Färbung immer schwächer, diff. und kleine Tropfen. Letztere liegen meist peripher. In der Nähe der Oberseite nimmt die N.-Menge wieder zu, sie wird großtropfiger, weniger diffus. In der 1. subep. Sch. ist viel diff. und körniger N. vorh., in der Ep. nur etwas dunklerer diff. Hellere und dunklere Z. wechseln in der Ep. oft ab. Auch in den Haaren ist mittelviel diff. N. zu finden.

Neben dem Nekt. in der normalen Spreite ist das Gr.-Par. ebenso gefärbt wie unterhalb des Nekt.: meist tropfig, gleichmäßig verteilt. In der unteren Ep. ist der Niederschlag homogen-schaumig, in der oberen schaumig mit größeren Tropfen.

Stad. II zeigt ähnliche Verh. Die sez. Ep. ist ebenso wie bei I gefärbt, nur die Endodermis weist hier eine tiefbraune (!) Farbe auf (diff. N. mit größeren Tropfen). Die 2 folg. subep. Sch. enthalten besonders große dunkel gefärbte Tropfen, die an Größe nach innen zu sehr bald abnehmen. Das Gr.-Par. unterhalb des

<sup>1)</sup> Vergl. auch: Correns, C., Zur Anatomie und Entw.-Gesch. der extra-nuptialen Nekt. von *Dioscorea*. (Sitzber. d. k. Akad. d. Wiss. zu Wien 1888), und Elsler: Das extrafl. Nekt. und die Papillen an der Unterseite bei *Diospyros discolor* Willd. (Sitzber. d. k. Akad. d. Wiss. zu Wien 1907.)



Nekt. zeigt tropfigen, gleichmäßig verteilten Niederschlag in fast farbloser Grundmasse. Im allgemeinen ist im jüngeren Stad. etwas mehr G. vorhanden als im älteren.

Stärke: Untersucht wurden zwei frische Stadien (Ia u. 6) und ein konserviertes (16. 2. 14).

Stad. Ia. Die sez. Sch. und die beiden Nekt.-Scheiden sind vollkommen st.-frei. Im Gr.-Gew. des normalen Blattes liegt viel St., besonders in der Nähe der Gef.-Bdl. (blau-violett). Die obere Ep. ist ganz st.-frei, die untere enthält sehr wenig. In der Mitte des Gewebes ist weniger St. vorhanden als an den Außenseiten. Auch in der Stärkelagerung wird das Gewebe vom Nekt. ziemlich beeinflusst. In der Mitte des Gr.-Par. ist noch weniger St. als zu beiden Seiten vorhanden, nach außen beiderseits nur wenig zunehmend. Eine Anhäufung von St. zeigt sich aber an beiden Seiten des Nekt. Es scheint vor der Sekretion eine Ansammlung unter dem ganzen Nekt. stattgefunden zu haben, die aber zuerst in der Mitte wieder verbraucht wird. Denn in Ib zeigen auch die Flanken keine St. mehr. In diesem Stad. ist die ganze Partie unterhalb des Nekt. st.-frei; erst die anatomisch durch das Nekt. nicht beeinflussten Z. enthalten, wie in Stad. Ia, St., nur bedeutend weniger. (Das Blatt scheint schon etwas älter zu sein.)

Ein anderes Objekt (II) (im Februar sezernierend!) zeigte nur in den St.-Scheiden St., nicht im übrigen Gew. Dieses Stad. entspricht dem Stad. II des G.

### *Banisteria chrysophylla.* Kons. 9. 3. 14.

Zwei einander gegenüber liegende Nekt. am Grunde des Blattstiels sezernieren. Untersucht wurden 4 Stad. 1) Blattspreite 4,8, 2) 1,5, 3) 0,7, 4) 0,3 cm lang (Nekt. nicht mehr mit unbewaffnetem Auge sichtbar), ferner 1 frisches Stad. vom 4. 8. 13.

Sekretion: Durch Abheben und Zerreißen der Kutikula.

Anatomie: Vergl. Engler-Prantl III. 4. p. 42: Kelchdrüsen von *Schwammia elegans*. Blattspreite ist unten braunrot, oben hellgrau gefärbt. Hauptnerv rötlich.

Ein hyp. Nekt.-Gew. ist hier nicht ausgebildet. Die Z. behalten in der kleinen Vorwölbung die rundliche ovale Gestalt wie im Gr.-Par. bei, nehmen aber an Größe ab (bis  $\frac{1}{2}$  normal in den subep. Nekt.-Z.). Nur die Ep. hat eine große Umgestaltung erfahren. Die sonst aus ein wenig abgeflachten kleinen Zellen bestehende Ep. ist im Nekt. langgestreckt. Die Streckung beginnt mit der Vorwölbung, allmähliche Größenzunahme nach der Mitte zu 1:8/1:10. Selten treten Quermembranen auf und dann auch noch in verschiedenen Höhen. Interz. sind im Nekt. vorhanden.

Die normal sichelförmig in der Mitte des Stengels gelegenen Gef.-Bdl. verbreitern sich in der Nähe des Nekt. etwas, so daß die Enden der Gef.-Bdl. ganz in der Nähe des Nekt. liegen.

Gerbstoff: Stad. I. Eigenartige Verhältnisse zeigt der G. in der sez. Partie. Die sonst g.-freie Ep. enthält am Nekt. sehr viel G. Die Grundmasse ist homogen, in die meist zwei große

Tropfen und einige kleinere eingelagert sind. Die großen Tropfen zeigen eine sehr regelmäßige Lagerung. Bei schwacher Vergrößerung scheinen sie 2 Reihen zu bilden, je eine Reihe an den Enden der langgestreckten Z. Die obere Reihe enthält etwas größere Tropfen, besonders an den Seiten des Nekt. In der Mitte sind die Tropfen ziemlich gleich groß. Der Farbton der Tropfen ist dunkelbraun, der Grundmasse hellbraun. Die subep. Z. sind g.-frei. Erst im normalen Gew. des Stengels findet sich wieder G.; der aber eine rötlich-homogene Färbung zeigt. Im Rindengew. sind zahlreiche solcher rötlichen Z. zu konstatieren, die sofort verschwinden, sobald das Nekt. auftritt. Diese Färbung, die sonst nur in den äußeren Partien und in der Umgebung der Bdl. aufzutreten pflegt, findet sich auch dort, wo die Z. beginnen, kleiner zu werden, also an der Grenze des allerdings nicht typisch ausgeprägten Nekt.-Gew. Unterhalb des Nekt. ist diese Färbung in den äußeren Partien ziemlich stark, oberhalb fehlt sie hier, nur in der Nähe der Gef.-Bdl. noch. — Auffallend ist auch die tiefbraune Färbung der T-förmigen Haare, da die Ep farblos ist.

Stad. II wie Stad. I.

Stad. III. Die einzelligen Haare zeigen dieselbe intensive Färbung wie bei I. Die sez. Zellen enthalten hier aber sehr viel weniger G.: sehr wenig, homogen. In dieser wenig gefärbten Gr.-Substanz finden sich einige wenige Tröpfchen, besonders an der Basis der Z. Von einer Anordnung in Reihen ist noch nichts zu erkennen. Der bei I rot gefärbte N. zeigt hier eine gelbbraune Farbe, die auch nur in der Nähe der Bdl. auftritt.

Stad. IV zeigt hier ganz ähnliche gelbbraune Färbung. In der sez. Ep. ist der N. diff., Tröpfchen sind noch nicht sichtbar. In der Jugend ist der G. also homogen ausgefallen und wird erst im Alter tropfig.

Stärke: War in allen Stad. nur in den St.-Scheiden nachzuweisen und zwar hier am meisten in Stad. I. Auch das frische Stad. vom August zeigte dieselben Verhältnisse.

Kristalle: I/II. Eine ganz auffallende Lagerung der Kristalle (Drusen) weisen die Nekt. auf. Während ich oberhalb und unterhalb des Nekt. nirgends Kristalle konstatieren konnte, fand ich sie überaus reichlich in den subep. Sch. des Nekt. abgelagert. Im Grundgewebe in der Höhe des Nekt. wenig Kristalle. Die Oxalatdrusen erreichen eine stattliche Größe. Nach Engler-Prantl sollen auch andere Organe bei *Banisteria* derartig große Drusen (oder Einzelkristalle) ablagern.

Stad. III/IV zeigten noch keine Kristalle.

*Prunus avium*. Kons. 3. 9. 13; 28. 4. 14.

Nekt. befinden sich auf der Spitze der am Blattstiel sitzenden Höcker. Untersucht wurden 2 Stad.: 1. Blattspreite: 6,5 cm lang (28. 4. 14.); 2. normal entw. Blatt (3. 9. 13.).

Sekretion: Abheben und Zerreißen der Kutikula.

**Anatomie:** Das Nekt.-Par. erinnert an die Sambucus-Arten, die Ausbildung der sez. Ep. an die zuletzt beschriebenen Objekte. In die kurzen dicken Höcker führt ein starkes Gef.-Bdl., das sich schon ziemlich an der Basis in Teiläste gabelt und das Nekt. auf allen Seiten umgibt. Das Gr.-Par. ist infolgedessen ziemlich fest. Die Ep.-Z. des Höckers sind etwas größer als am benachbarten Stiel. An der sez. Stelle sind sie häufig geteilt. Die Ep. ist hier 3- (oft nur 2-)schichtig, die durch Längs- und Querteilungen aus der sonst nur einschichtigen Ep. hervorgegangen ist. Interz. fehlen im Nekt.

**Gerbstoff:** Die Ep. des Höckers und des Stiels sind mit hellgelbem, diff. N. erfüllt. Einige große subep. Z. enthalten ebenso gefärbten N. Viel zahlreicher sind jedoch die Zellen mit großen G.-Tropfen, die die Gef.-Bdl. begleiten und auch sonst im Gr.-Gew. vorkommen. Ihre Farbe ist am Grunde tiefbraun und entspricht der des Stiels. In der Mitte des Höckers werden sie heller und gestreckter, ihre Form unregelmäßiger. Direkt unter der sez. Stelle finden sich zahlreiche Z., die fast ganz mit dunkelbraunem N. angefüllt sind, einige g.-freie Z. zwischen sich lassend. Sehr viel heller ist die 3-schichtige Ep. Im Farbton steht sie zwischen der normalen Ep. und den tiefbraunen Tropfen des Gr.-Par. Einzelne Z. sind ganz mit G. angefüllt, in anderen wieder scheint er schaumig ausgefallen zu sein. Ein Unterschied zwischen diesen 3 Sch. besteht nicht. Die 1.—2. subep. Sch. bilden in der G.-Lagerung den Übergang zum Nekt.-Par.

**Chlorophyll:** Ist im Nekt. nicht vorhanden.

**Stärke:** I. In den sez. Z. keine St., wenig im Nekt.-Par. und zwischen den Gef.-Bdl.-Zweigen. Das Gr.-Par. des Höckers enthält nur sehr wenig St., die Ep. keine.

**Stad. II.** In der 1. Sch. der sez. Ep. am Grunde der Z. Spuren von St.; 2. Sch. und 2. subep. Sch. st.-frei. Mittelviel St. liegt im Nekt.-Par., und zw. den Gef.-Bdl.-Zweigen, wenig im Gr.-Par., keine in der Ep. Farbe in I und II blau. Die St. findet sich meist in g.-freien Z. oder in solchen mit wenig G.

**Stad. IIa.** (Frisch. Mat. Juli, Rad-Schnitt.) 1. Schicht der sez. Ep. enthält wenig St., 2. Sch. ist fast st.-frei. Die beiden nächsten subep. Sch. sind farblos, erst dann St.-Lagerung wie bei II (sehr viel); im Nekt. blau, zwischen den Gef.-Bdl. violett. Ein Längsschnitt vom selben Tage zeigte dieselben Verhältnisse, nur fehlte die St. fast ganz in der sez. Ep.!

**Kristalle:** Zahlreiche große Drusen finden sich zwischen den Gef.-Bdl. und im Nekt.-Par. In der sez. Ep. konnte ich nie, im Gr.-Par. wenig Kristalle beobachten.

### *Prunus armeniaca.* Kons. 28. 4. 14.

[1. normales Blatt, kons. 2. 9. 13.] 2. Blattspreite 3,1 cm lang; 2a. 3,2; 3. 0,9; 4. Endknospe 0,8. Stad. 2—4 von demselben Trieb!

Sekretion und Anatomie wie bei *P. avium*.

**Gerbstoff:** Stad. III. G. im Stiel schon sehr reichlich vorhanden, im Höcker sehr viel weniger. Die Ep. des Höckers enthält blaßgelben, zusammengeballten G. Im farblosen Gr.-Par. finden sich nur wenig g.-führende Z. (in der Nähe der Gef.-Bdl.). Die zweischichtige Ep. des Nekt. enthält etwas mehr hellgelben, diff. G. als die normale Ep. des Höckers. Erst das Nekt.-Par. enthält großtropfigen, ein wenig dunkleren N., der allerdings den Farbton wie im Stiel nicht erreicht.

Stad. II. G. in der sez. Ep. etwas reichlicher als bei III, tropfig, diff. Sehr viel intensiver ist das Nekt.-Par. gefärbt: Große Tropfen in diff. Gr.-Substanz. Auch die bei III beschriebenen G.-führenden Z. sind schon etwas mehr gefärbt. Stad. I ziemlich viel mehr als bei II. Ep. des Höckers fast g.-frei.

**Stärke:** Stad. III noch keine St. vorhanden.

Stad. II. Gr.-Par. des Höckers ist st.-frei, nur im Nekt.-Par. mittelviel bläulich-violette St. vorhanden. Die sez. Ep. scheint auch noch st.-frei zu sein.

Stadt. Ia. (frisch. Material) enthält auch im Gr.-Par. in der Nähe der Gef.-Bdl. mittelviel St. Im Nekt.-Par. liegt nur noch wenig St. Die sez. Ep. enthält nur an den Seiten etwas violette St., die in der Mitte nur in äußerst geringen Spuren festzustellen ist. Erwähnt sei hier noch die auffallende Verdickung der Membran unter der sez. Ep. in tangentialer Richtung. Diese Verdickung besteht nur im Nekt.

**Kristalle:** Konnte ich nirgends feststellen.

*Prunus cerasus.* Kons. 3. 9. 13. (II); 28. 4. 14. (I).

**Sekretion und Anatomie** wie bei *P. avium*.

**Gerbstoff:** I. Die sez. Ep. hebt sich nicht so scharf wie bei *Pr. avium* vom Nekt.-Par. ab; sie enthält hier viel tropfig-traubigen G., der in der normalen Ep. des Höckers schwach hellgelb, diff. ist. Tiefbraun gefärbte G.-Ballen finden sich im Nekt.-Par. und im Gr.-Par., etwas hellere in der Nähe der Gef.-Bdl.

Stad. II. Dieselben Verhältnisse, nur ist die Färbung etwas intensiver.

**Stärke:** I. Im allgemeinen ist wenig St. vorhanden. Die sez. Sch. scheint st.-frei zu sein, sehr wenig liegt im Nekt.-Par., wenig am Übergang zum normalen Blatt.

Stad. II. Ebenfalls wenig St. Sez. Ep. st.-frei, sehr wenig im Nekt.-Par., feinkörnig. blau, mit geringer Anhäufung in der Nähe der Gef.-Bdl. Das sonstige Gr.-Par. ist fast st.-frei.

**Kristalle:** II. Zahlreiche große Drusen im Nekt.-Par. und einige auch im Gr.-Gew. Sez. Ep. enthält nie Kristalle.

*Prunus persica.* Kons. 28. 4. 14.

**Anatomie, Sekretion, Gerbstoff, Kristalle:** Wie bei *P. avium*.

**Stärke:** (frisch. Material 2. 9. 13.) Wie bei *P. avium*, auch hier in der sez. Ep. (einschichtig) wenig violette St.



*Prunus Padus.* Kons. 28. 4. 14.

Sekretion, Anatomie, Gerbstoff: Wie bei *P. avium*.

Stärke: Äußerst wenig in der St.-Scheide des Stengels vorhanden, im Höcker konnte ich nirgends St. feststellen, obwohl die Sekretion sehr lange dauert.

Kristalle: Nur wenig im Höcker vorhanden.

*Passiflora coerulea.* Kons. 27. 8. 13.

Die Nekt. kommen am Blattstiel, am Rande der Blätter und Stipulae vor. Am Blattstiel sitzen sie auf den Spitzen der Höcker, die allerdings oben etwas gekrümmt sind. Untersucht wurden mehrere Stadien, vom normalen bis zum kleinsten, mit unbewaffnetem Auge sichtbaren.

Sekretionsart: Abheben und Zerreißen der Kutikula.

Anatomie: Ähnlichkeit mit *Prunus*-Arten. In den Höcker führt ein starkes, axial gelegenes Bdl., das sich unterhalb des Nekt. verzweigt und dieses umgibt. Die Ep.-Z. des Höckers sind etwas abgeflacht, groß. Das Gr.-Par. ist weitlumig mit großen Interz. Oberhalb der Gef.-Bd.-Verzweigung fehlen letztere. Hier ist das Gew. etwas jugendlicher, und unterhalb der sez. prismatischen Z. sind ca. 3 Z.-Sch. tangential zum Nekt. gelagert. Die ziemlich starke Kutikula wird abgehoben, und eine neue scheint gebildet zu werden. (Vergl. im übrigen: Reinke, p 168; Aufrecht, p. 29.)

Chlorophyll: Findet sich im Höcker im Rindenpar. reichlich, im Nekt. und in den 3 tangential gelegenen Sch. fehlt es.

Gerbstoff: Im lebenden Zustande ist die Ep. des Höckers durch Anthocyan rot-violett gefärbt, die Einsenkung an der Spitze ist anthocyanfrei. Dementsprechend ist die Ep. des Höckers durch G. gefärbt: Sehr intensiv braun, tropfig in diff. Gr.-Substanz; nach oben zu nimmt die Färbung etwas ab. Aber auch die nach innen folgenden Z. enthalten noch G.: 1. subep. Sch. mittelviel, 2. subep. Sch. wenig, in den folgenden nach innen zu abnehmend. Das Gr.-Par. enthält in der Mitte nur sehr wenig diff. N. Eine Anhäufung in der Parmchymischeide des Bdls. ist nicht zu erkennen. Die oft durch 1—2 Querwände (in verschiedener Höhe) geteilten sez. Ep.-Z. enthalten schaumig-diff., gelbbraunen N., gleichmäßig im Zellinnern verteilt. Hier sowie in den subep. Partien des Höckers ist also der G. früher als das Anthocyan ausgebildet. Die Z. oberhalb der Verzweigungsstelle des Bdls. sind farblos.

Stärke: Untersucht wurden 2 Stad: In den sez. Z. und oberhalb der Verzweigung des Gef.-Bdls. keine Stärke (vergl. Aufrecht, p. 33). Reichlich körnige, rötlich braun gefärbte St. liegt im Rindenpar. des Höckers, besonders reichlich direkt unterhalb der Verzweigungsstelle. Die St.-Lagerung erstreckt sich an den Seiten bis in die Spitze des Höckers. Die Ep. und 1. subep. Sch. sind hier fast ganz st.-frei, die 2. subep. Sch. enthält wenig. Im untersuchten kons. Material ließ sich nur noch am Grunde des Höckers wenig St. nachweisen. An diesem Objekt lassen sich sehr gut die Beziehungen zwischen St.- und G.-Lagerung dar-

legen: In der Ep. und 1. subep. Sch. viel G. — fast keine. St., in der 2. subep. Sch. wenig G. — wenig St. In den folgenden Sch. sehr wenig G. — viel St.

Kristalle: Drusen von oxalsaurem Kalk fanden sich in Stad. I äußerst reichlich im Par. direkt oberhalb der Verzweigungsstelle des Gef.-Bdls, vereinzelt unten im Grundgew. Stad. II und III wiesen viel weniger Kristalle auf.

*Drynaria Linnaei.* Kons. 29. 8. 13.

Nekt. finden sich sehr reichlich auf der Unterseite und Oberseite der Fieder- und Nischenblätter. Geschnitten wurde das Material (frisches und kons.) vom selben Fiederblatte:

Sekretion (nach Schwendt<sup>1)</sup>, p. 262) durch einzelne Sp.-Öff. und durch Diffusion durch die kutikularisierte Membran.

Anatomie: „Ein und dasselbe Nekt. kann sowohl auf der Oberseite, als auch auf der Unterseite der Lamina Nekt. abscheiden.“<sup>1)</sup> Ep.-Z. zeigen in der Flächenansicht eine auf das Nekt. konzentrisch gerichtete Lagerung. Sp.-Öff. vorhanden. Allmählicher Übergang vom Nekt.-Gew. zum Gr.-Par. In ersterem kleine Interz. vorhanden. Gef.-Bdl. gehen an das Drüsengewebe hinan. (Im übrigen vergl. Schwendt, p. 262.)

Gerbstoff: Die Ep.-Z. neben dem Nekt. enthalten tropfigen N., oben größere Tropfen als unten, braun. Im Nekt. erhebliche G.-Zunahme in den Ep., dunkelbraun, sehr viel. Ein Unterschied besteht zwischen oben und unten nicht mehr. Außerhalb des Nekt. findet sich im Gr.-Par. sehr feinkörniger bis diff. G.-Niederschlag; im Nekt.-Par. ist jedoch nur großtropfiger, dunklerer G. zu konstatieren, gleichmäßig verteilt. Diese Bräunung ist schon im frischen Material vorhanden, doch nur diff. und scheint nicht so intensiv zu sein.

Stärke: War weder im Nekt. noch im Gr.-Gew. zu entdecken, mit Ausnahme der Sp.-Öff. Auch frisch geschnittenes Material zeigte mir in diesem Stad. der Entwicklung keine St.

G.- und St.-Verh. stimmen in Bezug auf das Nekt. mit den Angaben Schwendts überein, nur ist nach ihm „im Blatt reichlich (St.) vorhanden“, die ich hier in diesem Stad. nicht konstatieren konnte.

*Gossypium indicum (arboreum × herbaceum).*

Kons. 12. 3. 14. und 27. 8. 13.

Nekt. sitzen auf dem Mittelnerv des Blattes, ca. 4 mm von der Basis entfernt. Untersucht wurden 4 Stad.: 1) Blattspitze 5,7 cm lang, 5,7 breit, 2) 4,6 lang, 4,8 breit, 3) 3,4 lang, 3,0 breit, 4) 2,1 lang, 2,2 breit. 1 sez.; 2—4 nicht sez.

Sekretionsart: Diffusion.

Anatomie: Der Hauptnerv ist an der Stelle des Nekt. abgeflacht. Die normal wenig abgeflachten Ep.-Z. sind z. T. zu

<sup>1)</sup> l. c. p. 262.

mehrzelligen Papillen umgewandelt. Das sonst sehr weitlumige Gr.-Par. ist unterhalb der Papillen sehr viel kleiner geworden. Die Z. haben polyëdr. Gestalt. (Im übrigen vergl. Schwendt, p. 254.)

Chlorophyll: Fehlt im Nekt

Gerbstoff: I. In der Blattspreite ist der G. meist schaumig-tropfig ausgefallen, im Hauptnerv fehlt er im Par. Nur in der Nähe der Gefäßbdl. ist er traubig ausgefallen. Erst die Papillen enthalten äußerst reichlich großtropfigen, schmutzig-braunen N., gleichmäßig in den Papillen verteilt. Sehr viel kleinere Tropfen liegen in den subep. Schichten. In den tieferen, auch noch kleinzelligeren Partien ist kein G. ausgefallen. Neben dem Nekt. enthält die 1. subep. Sch. kaum erkennbare Mengen von diff. N. In diesen Z. ist in Stad. II bei weitem mehr tiefbrauner N. (diff.) ausgefallen als in I.

Noch etwas mehr in Stad. III. und IV. Neben dem Nekt. ist also der G. zur Zeit der Sekretion verschwunden! Jedoch tritt er bei zunehmendem Alter wieder auf. Im Präparat vom 27. 8. 13. zeigte die 1. subep. Sch. schaumigen, grauen N., weniger als bei II—IV. In diesem alten Stad. sind auch einige Z. des übrigen Par. mit schaumigem, schmutzig-bräunlichem N. erfüllt. In den Papillen selbst hat der G. auch in I abgenommen. In II—IV ist sehr viel mehr vorhanden. Im alten Stad. erreicht auch hier der G.-Gehalt nicht die Höhe, wie in den jungen Stadien.

Stärke: Stad. I enthält reichlich St. in der Blattspreite, sehr wenig feinkörnige im Gr.-Par. des Hauptnerven, mittelmäßig im Gef.-Bdl. Das Nekt. und auch die subep. plasmareichen Gew. sind vollkommen stärkefrei. Stad. II zeigt ähnliche Verhältnisse, nur ist hier in dem subep. Gew. des Nekt. wenig körnige St. vorhanden, die aber in III schon wieder spärlicher wird. Das alte Stad. zeigt wie bei I keine St., überhaupt ist hier die St.-Lagerung spärlicher. Die Papillen scheinen stets st.-frei zu sein!

Das St.-Max. liegt bei II, das G.-Max. bei III/IV. Also tritt erst das G.-Max., dann das St.-Max. auf.

Kristalle: Treten reichlich im Gef.-System auf, selten im Par. Sobald Nekt. auftritt, finden sich auch im Par. wenige. Stad. IV zeigt im Gefäßteil die normale Lagerung; jedoch sind die Kristalle zwischen Nekt. und Gef.-Bdl. sehr spärlich vorhanden.

*Vicia faba.*    Kons. 2. 9. 13.    } sez.  
frisches Material }

Nekt. auf der Unterseite der Stipulae.

Sekretionsart: Diffusion.

Anatomie: Vergl. Bonnier, p. 96/97 und Reinke, p. 138. Hervorheben möchte ich nur, daß in den Teilen unterhalb der sez. Stellen das Gew. etwas jugendlicher bleibt. Die Kutikula ist hier so dünn, daß die Nekt.-Absonderung durch Diffusion vor sich gehen kann. Die Ep.-Z. sind neben dem Nekt. stark abgeflacht (4:1; 5:1), zwischen den Papillen weniger.

**Chlorophyll:** Sehr stark unterhalb des Nekt. reduziert.

**Gerbstoff:** Im normalen Teil der Stipulae enthalten beide Ep.-Sch. tropfigen und diffusen, peripher gelegenen N., die obere viel, die untere sehr viel. Im Schwammpar. ist kein G. ausgefallen. Erst in der Nähe des Nekt. findet man rundlich-polyedr. Zellen mit wenig diff. Niederschlag. Schon ca. 15 Z., bevor die Papillen auftreten, beginnen auch die 1. und später die 2. subep. Sch. diff. N. zu führen. Die subep. Schichten der Oberseite werden nicht so sehr beeinflusst. Erst der sez. Stelle gegenüber enthalten alle Z. diff. N., z. T. auch körnigen: Viel. Die Papillen enthalten im basalen Teil kaum G., sehr viel äußerst feinkörnigen im Mittelstück und in den oberen Teilen. Ep.-Z., die nicht zu Papillen umgewandelt sind, enthalten etwas weniger als die subep. Sch.

**Stärke:** Die Chloroplasten führen im Gr.-Gew. wenig St. Im Parench. unterhalb des Nekt. ist keine oder nur vereinzelt feinkörnige St. zu konstatieren. Wenig liegt unterhalb der sez. Z. in den 2—3 subep. Sch. und den normalen Ep.-Z. selbst, nach innen abnehmend. Die Papillen enthalten keine Stärke!

*Ligustrum vulgare.* Kons. 29 8. 13.

Nekt. an der Blattunterseite in der Nähe der Mittelrippe.

**Sekretionsart:** Diffusion.

**Anatomie:** Auch hier sind einige Ep.-Z. zu Papillen umgewandelt, an denen Fuß, Stiel und Kopf zu unterscheiden sind. Das darunter liegende Drüsengewebe ist wohl differenziert. Näheres siehe Schwendt, p. 259.

**Chlorophyll:** Fehlt dem typ. Nekt.-Gew.

**Gerbstoff:** Im normalen Teil des Blattes enthält die obere Ep. ziemlich viel diff., hellgelb-bräunlichen N., die untere zeigt nur eine schwache Bräunung. Die Pal. enthalten nur sehr wenig G. Im Schwammpar. kein G., mit Ausnahme der Parench.-Scheiden: Wenig diffus. Eine sehr schwache Bräunung zeigt auch das typische Nekt.-Gew., besonders an den Seiten. In den Ep.-Z. ist etwas mehr G. vorhanden als in den subep. Nekt.-Z. (hellbraun), z. T. in großen Tropfen, z. T. körnig, viel; doch viel weniger als bei *Gossypium*.

**Stärke:** Beide Ep. und die Pal. sind vollkommen st.-frei, sehr viel ist im Schwammpar. vorhanden. Die zu Papillen umgewandelten Ep.-Z. sind stärkefrei! Die dazwischen liegenden normalen Ep.-Z. enthalten sehr wenig St. Eine bedeutendere Anhäufung ist wieder in der 1. und 2. subep. Z.-Sch. zu konstatieren, während die 3. und 4. Sch. wieder fast st.-frei ist. Erst die folg. Schwammpar.-Z. enthalten wie normal wenig schwarzblaue, z. T. violett-blaue St.

Im frischen Material konnte ich dieselben Verhältnisse für das Gr.-Par. feststellen, doch zeigte hier das typische Nekt. nur noch sehr geringe Spuren von St. Wahrscheinlich ist das Stadium schon älter gewesen, da die stets st.-freien Papillen schon etwas geschrumpft erscheinen.



*Silene orientalis.* Kons. 24. 7. 13.

Eine ca. 1,5–2 cm lange Sch. dicht unterhalb der Knoten sezerniert eine zuckerhaltige Flüssigkeit, die bald eintrocknet.

Sekretionsart: Diffusion.

Anatomie: In der Mitte des Stengels ist das locker gebaute Mark, das durch den Gef.-Bdl.-Ring vom Sklerenchym getrennt wird. Die Zellen des letzteren nehmen nach außen an Weite ab, ziemlich plötzlich ist der Übergang vom sklerenchymatischen zum Rindengew. Auf die kleinen sklerenchymatischen Z. folgen sehr große Z. (St.-Scheide). Die 3–4 subep. Sch. führen ziemlich viel Chlorophyll; Interz. sind im Rindengew. vorhanden, im Sklerenchym nicht. Oberhalb und unterhalb des Nekt. dieselben Verhältnisse. Die subep. Z. sind etwas abgeflacht dort, wo einige Ep.-Z. zu Papillen umgebildet sind. Sie führen viel weniger Chlorophyll! Die Ep.-Z. sind hier nicht abgeflacht, sondern sogar etwas gestreckt. Die Papillen bestehen aus einer kleinen Basalzelle und nur einer sez. Z., dem Köpfchen. Die Papillen überragen die Ep.-Z. um ca.  $\frac{1}{3}$  ihrer Länge und sind oben ca. doppelt so breit. Da die sonst sehr starke Kutikula auf dem Köpfchen nur sehr dünn ist, kann die Sekretion durch Diffusion erfolgen.

Gerbstoff: Oberhalb und unterhalb der sez. Fläche ist in den Ep.-Z. sehr viel diffuser N. vorhanden, oben etwas mehr als unten, rotbraun. In der 1. subep. Z.-Sch. ist noch mittelviel, in der 2. und 3. subep. Sch. nur noch wenig bis sehr wenig diff. G. (gelblich-grün) zu konstatieren. Das ganze übrige Gew. ist g.-frei. An der sez. Stelle ist die Ep. ebenso wie die darunter und darüber liegenden Ep.-Z. gefärbt, desgl. die subep. Sch. Die Papillen haben allein eine Verschiedenheit aufzuweisen. Hier ist der Niederschlag körnig in diff. Gr.-Substanz, hellrot braun.

Stärke: Unten im Mark sehr wenig St. (körnig), oben keine. Das Gef.-System ist vollkommen st.-frei. Unten im Sklerenchym etwas St., oben keine. Unten in allen 3–4 subep. Rindenzellen sehr viel St., schwarz-blau, oben wenig in der 3. u. 4. subep. Sch., in der 2. mittelviel und in der 1. viel. Epid. sind st.-frei, nur in den Sp.-Öff. wenig. An der sez. Stelle nur in der St.-Scheide wenig St. Ein Rad-Schnitt läßt dieselben Verhältnisse noch deutlicher erkennen, vor allem die allmähliche Zunahme von St. in größerer Entfernung von der sez. St. in der St.-Scheide, blau, bei häufigem Anfärben violett.

## II. Florale Nektarien.

### a. Dicotylae:

#### 1. Choripetalae:

*Euphorbia splendens.* Kons. 9. 8. 13. (sez.)

Flache Drüsen auf den kelchartigen Hüllen (umgewandelte Hochblätter) sondern Honig ab

**Sekretion:** Abheben und Zerreißen der stark kutikulierten Membran (Braunfärbung mit ClZnJ).

**Anatomie:** Die Drüse zeigt manche Ähnlichkeit mit dem Nekt. von *Ricinus communis*. Ein starkes Gef.-Bdl., das sich direkt unter der sez. Schicht gabelt und das Drüsengew. an den Seiten umgibt, zweigt sich vom Hauptgef.-Bdl. ab. Das Gr.-Par., in dem das Gef.-Bdl. ziemlich zentral liegt, ist weitlumig; etwas gestreckte Z.; große Interz. Letztere sind auch im Nekt.-Gew. verhältnismäßig groß, doch kleiner als im Gr.-Par. Das Nekt. fällt sowohl durch seinen Plasmareichtum, als auch durch seine Kleinzelligkeit auf. Isodiametrisch-polyëdr. Z., die allerdings nicht mehr so meristematisch wie z. B. bei *Ranunculus* (s. u.) sind. Die Ep.-Z. sind langgestreckt (7:1) mit gebogener Außenmembran. Im Querschnitt sind sie regelmäßig sechseckig. Die Kutikula ist gewellt.

**Gerbstoff:** Die Ep.-Z. des Nekt. enthalten großtropfig ausgefallenen Gerbstoff; in der 1. subep. Sch. ist er homogenkörnig. Diese Differenzierung ließ sich schon am frischen Material erkennen. Die Ep.-Z. führten sehr viel rotes Anthocyan, nur einige wenige waren anthocyan-frei, desgl. die 1. subep. Sch. Von der 2. subep. Sch. an enthalten die Z. (2–3 Z. tief) einen schmutzig grün ausgefallenen Inhalt, körnig, der mit vielen kleinen gelblich-grünlichen Tropfen vermischt ist. Woraus diese Tropfen bestehen, sei dahingestellt; jedenfalls ist es kein Fett (Reaktion mit Alkohol und Äther). Das übrige Gr.-Par. ist bis auf sehr wenige Z. gerbstofffrei. Die normale Ep. ist ebenfalls schmutzig-grün gefärbt, enthält diff. G. und ebenfalls genannte Tropfen.

**Stärke:** Die Ep. führt sehr wenig feinkörnige St.; die 1. subep. Sch. keine; die 2. und folg. Z.-Sch. enthalten mittelviel, ebenfalls feinkörnige St. im ganzen Gewebe, mit geringer Anhäufung an den Seiten. Desgl. liegt noch mittelviel St. eben unterhalb der Verzweigungsstelle des Gef.-Bdls. Weniger ist im parench. Gr.-Gew. abgelagert, doch hier etwas grobkörniger. Ein anderes am 1. 9. 13. frisch geschnittenes Objekt zeigt dieselben St.-Verhältnisse wie das kons. Material. Doch war hier in der 2. bis ca. 5. subep. Sch. der Drüse eine intensive Grünfärbung zu beobachten, die sich erst nach Monaten eingestellt hatte. Das Objekt lag in Glycerin und war mit Chloraljud behandelt.

**Sonstige Inhaltsstoffe:** Im weitlumigen Par. fallen im kons. Material helle, große, lichtbrechende Kügelchen auf, die aber nach den angestellten Reaktionen mit Alkohol und Äther nicht aus Fett bestehen können. Im frischen Material (Glycerinpräparat) fehlen diese Tropfen fast ganz. Es sind hier nur äußerst kleine Kügelchen zu konstatieren. Diese großen Tropfen kommen selbst im Nekt. noch vor. Woraus diese Tropfen bestehen, habe ich nicht bestimmen können. Vielleicht entsprechen sie den Milchsaftkügelchen, wie Berthold<sup>1)</sup> solche für Asclepiadeen usw. auch außerhalb der Milchgefäße nachgewiesen hat.

<sup>1)</sup> Berthold, G., Protoplasma-mechanik. Leipzig 1886. p. 29.

*Bougainvillea glabra.* Kons. 9. 8. 13.

Nekt. sitzt am Grunde der Kronröhre.

Sekretion: Durch Saftventile (und Diffusion?).

Anatomie: Das Hauptgef.-Bdl. geht in die Blütenachse, Nebenbdl. in die Korolle und in den Kelch. Etwas über der Kelchansatzstelle ist die Korolle inseriert, die unten etwas verdickt ist. Das ist die Stelle des Nekt. Letzteres ist ungefähr 8—9 Z.-Sch. breit und ca. 6—8 mal so lang als breit. Das Grundgew. ist nach innen zu locker (wie Schwammpar.) gebaut; außen in der Korolle sind die Z. etwas gestreckt.

Das Gef.-Bdl. der Korolle liegt im Par., nicht im Nekt.-Gew. Letzteres ist engmaschiger als die Umgebung, seine Z. sind polyëdr.-isodiametrisch. Auch sind hier die Interz. bedeutend kleiner als im Grundgewebe. Die Ep. besteht aus fast quadratischen bis etwas gestreckten Z. Die Kutikula ist verhältnismäßig stark. Zahlreiche Sp.-Öff. sind vorhanden, besonders im oberen Teile des Nekt.

Gerbstoff: Ist nicht ausgefallen. Das Nekt. erscheint grau wegen seines Plasmareichtums.

Stärke: Kons. 9. 8. 13. Die sez. Partie ist sehr plasmareich und enthält in diesem Stad. unten und in der Mitte nur Spuren von feinkörniger Stärke, oben im Nekt. wenig, auch in der Ep. wenig. Mittelveil St. liegt in den Schließzellen der Saftventile. Erst in den auf das Nekt. folgenden Sch. ist mittelveil violett gefärbte St. abgelagert, oben mehr als unten. Die äußere Ep. ist wieder st.-frei. Die Blütenachse ist st.-frei. Andere Verhältnisse zeigt das frisch geschnittene Material. Unten ist im Nekt. noch wenig schmutzig-violett gefärbte St. vorhanden, oben fast nichts mehr. Auch die Ep.-Z. enthalten hier fast ebenso viel wie das Nekt.-Par. In der Blütenachse ist ebenfalls viel St. vorhanden: bläulich violett. Dieselbe Färbung zeigt die Partie zwischen den Gef.-Bdl. und der äußeren Ep. der Kronröhre (sehr viel). Zwischen den Gef.-Bdl. und dem Nekt. ist die St. (viel) braunrot gefärbt.

Kristalle: Raphiden, z. T. äußerst lang, liegen teils an der Grenze des Grundgew. neben dem sez. Gew., teils auch in der Blütenachse. In der letzteren sind sie bedeutend länger als in der Kronröhre.

*Aquilegia Skinneri.* Kons. 10. 7. 13.

Der Honig wird am Grunde des Sporns abgesondert. Es wurden 2 Stad. untersucht: 1. normale Blüte, 2. junge Blüte 1,5 cm lang inkl. Kelch.

Sekretionsart: Diffusion.

Anatomie: Das Nekt. ist sofort durch seine gelbe Farbe kenntlich, desgl. durch die kleineren Zellen; sehr meristematisch. Zwischen ihnen verlaufen sehr feine Interz. Allmählicher Übergang zum Gr.-Par. Im Nekt. sehr viel Plasma, im Grundgew. wenig. Beide Gew. besitzen isodiametrisch-polyëdr. gebaute Z. Oberhalb des Nekt. nehmen die Z. des Grundgewebes allmählich

längliche Formen an. Die Kronröhre zeigt im Querschnitt eine ovale Form, die innere Wand ist mehr kreisförmig. Auf jeder Seite von der Höhle liegen auf dem größten Durchmesser die Hauptgefäßbdl., die unterhalb des Nekt. zusammentreffen. Sie liegen im Gr.-Par. Unten in der Kronröhre bildet das Nekt. einen geschlossenen Ring, an den ringsherum kleinere Gef.-Bdl. direkt herantreten. Die sez. Ep.-Z. sind viereckig. Im jungen Stad. ist das Gewebe der Kronröhre noch nicht so locker wie im alten. Die Zellen sind hier noch viereckig bis polyedrisch.

**Gerbstoff:** I und II. Im Nekt. kein G. Nur die äußere Ep. führt viel gelbbraunen N., desgl. 1—2 subep. Sch. wenig. Die innere Ep. oberhalb des Nekt. ist farblos.

**Stärke:** I. Die innere Ep. ist sowohl im Nekt. selbst als auch oberhalb desselben st.-frei. Im Nekt. nimmt die Stärke allmählich nach innen zu. 2—3 subep. Z.-Sch. sind an der Stelle der stärksten Sekretion meist noch st.-frei. Im Innern des Nekt. liegt mittelviel St., im dahinter liegenden weitmaschigen Gew. liegt wenig in kleinen Körnern. Oberhalb des Nekt. beginnt die St.-Lagerung schon gleich in der 1. subep. Sch. Am meisten St. (mittelviel-viel) liegt am oberen Rande des Nekt., das hier nur noch an den breiten Stellen der Kronröhre vorhanden ist, also vor den großen Gef.-Bdl. noch fehlt, und direkt oberhalb des Nekt. Von hier aus nimmt die St.-Lagerung sehr bald ab. Äußere Ep. ist st.-frei.

II. Im jungen Stad. war keine St. zu konstatieren.

### *Ranunculus Kerneri.* Kons. 28. 7. 13.

Nektarabsonderung zwischen Perigon und Honigschuppe.

Sekretionsart: Diffusion.

**Anatomie:** Vergl. Behrens,<sup>1)</sup> p. 52. Von dem sehr weitmaschigen parenchymatischen Gew. grenzt sich das Nekt. ganz scharf ab. Meristematisches Gew. mit großen Zellkernen. Kleine Interz., plasmareich. Nur endet bei *R. Kerneri* das Gef.-Bdl., das zum Nekt. führt, nicht an der tiefsten Stelle desselben, sondern verzweigt sich und umgibt das Nekt. an beiden Seiten. Der eine Teil geht ins Perigon weiter (also ist kein besonderer Gefäßstrang dafür ausgebildet wie Behrens es für *R. Ficaria* behauptet), den zweiten Teil konnte ich bis zur Höhe des Nekt. in der Honigschuppe verfolgen. Hier scheint er zu enden (wie bei *R. acris* nach Bonnier, p. 102).

**Gerbstoff:** I (alte Blüte). Im Nekt. selbst befindet sich kein G. Wenig ist im umgebenden parench. Gew. vorhanden, besonders in den äußeren Ep.-Zellen, gelbbraun, größere Tropfen in diff. Grundmasse. Reichlicher diff. und z. T. auch tropfiger N. (kein Öl, Reaktion mit Alkohol und Äther) war in den Ep.-Zellen an der Innenseite des Perigons und des Schüppchens oberhalb des Nekt. zu konstatieren. An der Grenze von Nekt. und Gr.-Par. fehlt er plötzlich.

<sup>1)</sup> Behrens, W. J., Die Nektarien der Blüten. Flora 1879.



II. normale Blüte: Dieselben Verhältnisse wie bei I, nur scheint mir die Färbung etwas intensiver zu sein, besonders in den inneren Ep.-Z,

Stärke: I enthält keine St. mehr. II. Im Nekt. selbst findet sich keine St., wohl aber wenig bis mittelviel direkt unter der Verzweigungsstelle des Bdl. in einigen Z., auch in tieferen Z., ist noch wenig St. vorhanden, besonders in der Nähe des Gef.-Bdl. Im Perigon liegt nur sehr wenig feinkörnige St.

*Capparis spinosa.*

I kons. 3. 11. 13. II/V kons. 9. 8. 13.

Nekt. sitzt an der einen Seite der Blütenachse, unterhalb zweier Perigonblätter. Untersucht wurden 5 Stad.: 1. verblüht, 2. offene Blüte (normal), 3. Knospe kurz vor dem Aufblühen, 1,1 cm lang, 1,3 cm breit, 4. 0,4 lang, 0,5 breit, 5. 0,2 lang, 0,25 breit.

Sekretionsart: Diffusion.

Anatomie: Das durch seine helle Farbe sofort auffallende Nekt. wölbt sich etwas nach außen vor, in der Mitte (Richtung oben  $\rightarrow$  unten) eine kleine Rinne bildend. Im Innern besitzt es die Form eines Schiffquerschnittes. Es ist vom übrigen Gewebe scharf abgegrenzt, sehr meristematisch; zahlreiche kleine Interz. vorhanden. Die Ep.-Z. sind rechteckig abgeflacht mit etwas nach außen gebogener Membran. Sp.-Öff. konnte ich auf dem Nekt. nicht feststellen. Die Ep.-Z. sind noch etwas plasmareicher als das Nekt.-Par. Letzteres ist von zahlreichen kleinen Gef.-Bdl.-Endigungen netzartig durchzogen. Diese zweigen sich von größeren ab, die das Nekt. umhüllen. Wo die Bdl. an der Grenze des Nekt. fehlen, ist ein allmählicher Übergang zum Gr.-Par. zu konstatieren, dessen Z. rundlich-polyedr., z. T. auch ein wenig gestreckt sind. Zahlreiche große Interz. Mitten im Gr.-Par. liegt der in die Blüte führende, sehr weite Gef.-Bdl.-Ring, der in der Nähe des Nekt. unterbrochen wird. Die Gefäße biegen in der Höhe des Nekt. um und gehen (zunächst nach unten) in das Perigon. Von diesem Strang aus gehen Nebenbd. ans Nekt. Auf der entgegengesetzten Seite des Nekt. verzweigen sich die Gef.-Bdl. auch und lösen sich z. T. auf. In der Höhe der höchsten Stelle des Nekt. sammeln sie sich wieder.

In Stad. I sind die Membranen im Nekt. etwas stärker als in den folgenden Stad. Das Nekt. wird zwar früh angelegt, aber erst spät entwickelt. Im Stad. IV z. B. ist das Nekt. noch sehr klein, äußerst meristematisch; Ep. ist schon ziemlich entwickelt! Große Kerne, Interz. sehr fein.

Gerbstoff: Fehlt im Nekt. in allen Stad., nur die Ep.-Z. und 2 subep. Z.-Sch. des Perigons enthalten viel rötlich-braunen N. (diffus). Scharfe Grenze zwischen Perigon- und Nekt.-Ep. durch die G.-Lagerung (vergl. *Ranunculus Kerneri*).

Stärke: I. (Längsschnitt). Unterhalb des Nekt. im Mark mittelviel, oberhalb viel fast schwarze Stärke; in der Rinde: oberhalb sehr viel, unterhalb viel. Die Gef.-Bdl. sind st.-frei. Das Nekt.-

Par. enthält keine St., wenig liegt in der sez. Ep. Direkt oberhalb des Nekt. ist viel St. an der Grenze abgelagert.

Stad. II. Ein auffallender Unterschied besteht im Gr.-Gew. nicht: im Mark viel, in der Rinde sehr viel. Im Nekt. selbst liegt sehr wenig feinkörnige St., in der Ep. etwas mehr als bei I. In diesem Stad. ist das Nekt. sowohl oberhalb als auch unterhalb durch zwei dicke St.-Streifen scharf abgegrenzt.

Stad. III. Im Gr.-Gew. ähnlich wie bei II, nur im ganzen etwas mehr St. Oberhalb des Nekt. findet sich noch keine St.-Anhäufung, wohl aber an der unteren Grenze in prägnanter Weise (heller, blau). Das Nekt. selbst enthält, besonders in den äußeren Partien, wenig St., desgl. wenig in der Ep.

Stad. IV. Noch mehr St. als bei III in allen Teilen des Gr.-Gew., besonders an der unteren Grenze des Nekt. Das Nekt. ist vollkommen st.-frei, desgl. die Nekt.-Ep.

Stad. V wie bei Stad. IV.

Zusammenfassung: Im Gr.-Gew. wird sehr früh reichlich St. abgelagert und bleibt auch selbst nach dem Verwelken der Blüte zum großen Teil noch erhalten. Das Nekt. führt nie viel St., im Stad. IV war noch keine zu konstatieren. Das Max. liegt bei III (wenig), also kurz vor dem Aufblühen! und bei I ist alle St. verbraucht. Die Nekt.-Ep. enthält auch erst im Stad. III St., erreicht bei II eine kleine Steigerung und nimmt bei I wieder ab. Doch bleibt hier die St. länger liegen als im Nekt.-Par. Vor Beginn der St.-Lagerung im Nekt. wird schon an seiner unteren Grenze äußerst viel St. abgelagert, die schon von IV ab allmählich abnimmt, bis zum vollständigen Verschwinden in I. An der oberen Grenze zuerst St. bei II. bei I schon etwas weniger.

### *Crambe grandiflora.* Kons. 22. 8. 13.

Vier Höcker (2 größere, 2 kleinere) am Grunde des Fruchtknotens sezernieren, sie liegen zwischen je zwei Staubgefäßen. Untersucht wurden 2 Stad: 1. offene Blüte, 9 mm lang; 2. Knospe, 3 mm lang.

Sekretion: Diffusion.

Anatomie: Das Nekt. fällt besonders durch seine Kleinelligkeit und seinen Plasmareichtum auf. Es ist ziemlich scharf abgegrenzt. Seine Z. sind polyedr. gebaut, ziemlich groß, nicht mehr sehr meristematisch. An den Seiten des Nekt. sind die Zellen etwas gestreckter, desgl. die Ep.-Z., viereckig, gestreckt. Das Gew. des Gr.-Par. ist weitmaschiger, länglich runde Z., mit großen Interz. Die Z. sind etwa doppelt so groß wie im Nekt. Der Übergang vom Nekt. zum Gr.-Par. vollzieht sich schnell, in ca. 2 Z.-Reihen. Gef. führen nicht in das Nekt. hinein, sondern nur an der Grenze entlang.

Chlorophyll: Nicht vorhanden.

Gerbstoff: Im Nekt.-Par. liegt kein G., wohl aber in der Nekt.-Ep. und zwar ist er hier tropfig (größere und kleinere Tropfen in diff. Gr.-Substanz). Das Gr.-Par. ist g.-frei. Nur die Ep. enthält sehr wenig tropfigen N. (in beiden gelblich-bräunlich).

**Stärke:** In beiden Stad. ist im Nekt. keine St. vorhanden. Viel liegt in der St.-Scheide des Gef.-Bdl. im Blütenstiel, besonders nach oben hin, resp. gegen den Fruchtknoten zu. Im alten Stad. ist unterhalb des Nekt. keine St. zu konstatieren, im jungen liegt dort wenig. Das junge Nekt. zeigt bei Jodfärbung eine besonders intensiv gelbe Farbe.

*Althaea sulphurea.* Kons. 2. 8. 13.

Nektarabsonderung aus 5 stumpf-zungenförmigen Gebilden am Grunde des Kelches, ca. 1,5 mm hoch, 3 mm breit.

Untersucht wurden 2 Stad.: 1. offene Blüte, 2. kurz vor dem Aufblühen.

**Sekretion:** Kollagenbildung in der Gipfelzelle der vielzelligen Papillen (Behrens, p. 118).

**Anatomie:** (vergl. außer Behrens auch Bonnier, p. 142). Gef.-Bdl. führen in den Kelch und Abzweigungen auch direkt an die sez. Regionen hinan. Sie liegen im Längsschnitt ziemlich in der Mitte. Nach außen ist das Gew. sehr weitleumig, bis etwa zur Höhe der sez. Partie, und geht dann in ein etwas engmaschigeres Gew. über, das noch reichlich Chlorophyll enthält. An der Innenseite vom Gef.-Bdl. aus ist das Gewebe am Grunde locker, parenchymatisch mit ziemlich gleichmäßig verstärkten Membranen. Große Interz. Unterhalb der sez. Partie wird das Gew. enger, die Membranen sind etwas weniger verdickt, doch bleiben die Interz. verhältnismäßig groß. Oberhalb der sez. Partie wird das Gew. wieder weiter. Hier sind die Ep.-Z. sehr abgeflacht (5:1), die an der sez. Stelle sämtlich zu langen, reichlich längs- und quergeteilten Papillen umgebildet sind. Die Basalzelle erhebt sich kaum über das Niveau der nach oben folgenden Ep.-Z., auch ist sie kürzer (3:1). Der Übergang von Ep.-Z. zu Papillen erfolgt sehr rasch. Die 1. subep. Sch. scheint auch noch etwas abgeflacht zu sein. Nach dem Grunde zu werden die Basalzellen immer kürzer und am Grunde selbst erfolgt der Übergang zu den normalen Ep.-Z. ebenso rasch, doch sind hier die Ep.-Z. bedeutend kürzer (rundlich 2:1; 1:1) geworden. Die Kutikula ist hier sehr stark, desgl. äußerst stark oberhalb des Nekt. Im Stad. II dieselben Verhältnisse. Die Papillen sind schon weit ausgebildet, nur noch um die Hälfte kürzer und noch nicht so oft geteilt.

Im Gr.-Par. (auf der Außenseite der Gef.-Bdl. und oberhalb der sez. Stelle) finden sich große opaleszierende Schleimzellen, häufig ganz in der Nähe der Bdl., dann lang gestreckt, sonst mehr oval.

**Gerbstoff:** I. Im Gr.-Gew. ist kein G. vorhanden, auch nicht direkt unterhalb der Papillen. Wenig diff. N. liegt nur in der unteren Hälfte der Papillen, doch ist die Basalzelle meist frei. Farbton: hellgrün-bräunlich; Farbton des Gew. grau.

Stad. II. Papillen unten im Nekt. farblos, oben ganz gleichmäßig grünlich (diffus) gefärbt. Auch unterhalb der sez. Sch. stellenweise grünlich diff. G., besonders oben.

**Stärke:** Im ganzen Gr.-Gew. ist sehr viel St. (hellblau) vorhanden, nur die Gef.-Bdl. sind st.-frei. Oberhalb und unterhalb der sez. Sch. liegt überaus reichlich St., hinter dem Nekt. liegt weniger, doch immerhin noch viel St. Die Papillen und 3–4 subep. Sch. sind vollkommen st.-frei. II. etwas mehr St., nur die Papillen sind st.-frei.

**Kristalle:** Sind überaus reichlich vorhanden. Oberhalb und unterhalb der sez. Stelle sind sie in der Nähe der Gef.-Bdl. sehr zahlreich, im Gr.-Par. selten. Unter den sez. Papillen ist das ganze Gew. bis zu den Gef.-Bdl. dicht mit Oxalatdrüsen angefüllt, die sehr gleichmäßig verstreut liegen. In den Papillen finden sich nie Kristalle, in der 1. subep. Sch. selten.

*Tropaeolum majus.* Kons. 10. 7. 13. (sez.)

**Nektarabsonderung** im Grunde des Kelchsporns.

**Sekretion:** „Durch einzellige Ep.-Papillen mittels Collagenbildung an der Spitze“ (nach Behrens, p. 145).

**Anatomie:** Vergl. Text und Figur bei Behrens, p. 145. Erwähnt sei: Großzelliges Gr.-Par., kleinzelliges Nekt., Ep.-Z. quadratisch. Sehr starke Kutikula, die durch ClZnJ gebräunt wird. Einzelne Ep.-Z. sind zu kurzen Papillen umgebildet mit zarter Kutikula. Im Nekt. Interz. vorhanden. Gef. liegen im Gr.-Par.

**Gerbstoff:** Fehlt im Nekt., nur in der äußeren Ep. wenig vorhanden.

**Stärke:** Nach Behrens<sup>1)</sup> zitiere ich: Während der Ausbildung des Gew. „weist Jod auch noch nicht die geringste Menge von Stärke auf.“ Sobald das Gew. ausgebildet ist, ist das Gr.-Gew. und Nekt.-Par. „dicht mit fester St. erfüllt.“ Bei Beginn der Sekretion Abnahme der Stärke, Umwandlung derselben in Metaplasma. Hierbei „verschwindet die Stärke nach und nach, und zwar in den der Oberfläche des Nekt. zunächst gelegenen Z. zuerst, im Innern des Nekt. zuletzt.“ Eigene Untersuchungen: Das Nekt. ist am Grunde des Sporns plasmareicher als in den oberen Teilen, nach außen von der helleren Ep. abgeschlossen. Auch sind die tieferen Sch. des Nekt. plasmareicher als die Ep.-Z. und die ersten subep. Sch. Damit stimmt auch die St.-Lagerung überein. Die reichlichste, plötzliche Anhäufung befindet sich in den 4–5 subep. Z.-Sch., direkt oberhalb des Nekt., nach außen allmählich abnehmend, also an der Stelle, wo das Gew. plasmaarm ist. Das Nekt. selbst enthält in der Ep. keine oder äußerst wenig St., in den ersten subep. Sch. sehr wenig. Erst in den tieferen Z.-Sch. ist wenig vorhanden. Auch liegt unten im Sporn erheblich weniger St. (geringe Anhäufung in der Nähe der Bdl.) Es bleiben in allen Z. nur Spuren von sehr feinkörniger St. übrig. Erst das Nekt.-Par. enthält wieder mehr St., (mittelviel) viel. Die äußere Ep. ist st.-frei.

<sup>1)</sup> l. c. p. 150–151.



Diese Tatsachen stimmen mit Behrens' Angaben überein: St.-Abnahme zuerst in den inneren subep. Z.-Sch., dann allmählich nach außen fortschreitend. Auch soll nach Behrens die erste St.-Abnahme im parenchym. Gew. stattfinden, doch findet sich oberhalb des Nekt. und in den äußeren Partien des Sporns mittelviel (viel) St. Jedenfalls wird in diesen Gew. also nicht gleich die ganze St. verbraucht. Im Phloem der Bdl. fand ich wenig St., im Xylem keine. Nach Behrens sollten beide st.-frei sein.

*Linum flavum.* Kons. 10. 7. 13.

Nektarabsonderung aus fünf muldenförmigen, in der Mittellinie der Staubgef. gelegenen Grübchen. Untersucht wurden 2 Stadien: 1. normale Blüte, 2,0 cm lang; 2. Knospe, 1,3 cm.

Sekretion: Durch Diffusion und einige wenige Sp.-Öff.

Anatomie: Gef.-Bdl. führen nicht ins Nekt. hinein. Das Gr.-Gew. besteht aus ovalen (bis rundlichen) Z. Sehr viel kleiner, also jugendlicher, hat sich das Nekt.-Par. erhalten. Seine Z. sind oval bis polyedr. In beiden Gew. sind Interz. vorhanden. Die Ep.-Z. des Nekt. sind rechteckig abgeflacht, aber viel größer als die Nekt.-Z. Die oberhalb der sez. Stelle gelegenen Ep.-Z. sind mehr rundlich bis quadratisch.

Gerbstoff: Sehr stark gebräunt sind die Z. in der Nähe der Gef.-Bdl. im Blütenstiel; im Staubgef. enthalten nur die Ep.-Z. und die Z. in der Umgebung der Gef.-Bdl. G. Nur am Grunde ist hier eine Ausnahme zu konstatieren. Das Nekt. ist durch diese Bräunung scharf vom übrigen Gewebe zu unterscheiden. Seine Ep.-Z. zeigen einen gelblich-braunen Farbton und führen mittelviel diff. G. Etwas weniger liegt im übrigen Nekt.-G. ziemlich gleichmäßig verteilt; doch ist der Niederschlag hier sehr feinkörnig. Oberhalb des Nekt. in der Ep. weniger als in der Nekt.-Ep. Das Grundgewebe enthält nur in einigen wenigen Z. schaumigen Niederschlag, nur in der Umgebung des Nekt. ist viel diff. G. vorhanden. II. Etwas intensivere Bräunung, der Niederschlag grobkörniger, z. T. tropfig, besonders oberhalb des Nekt.

Stärke: Bei schwacher Vergrößerung fällt zunächst die St.-Lagerung im Blütenstiel, am Grunde des Fr.-Kn. und im unteren Teile der Staubgefäße auf. In letzteren findet sich eine hellgelbe Zone, die äußerst plasmareich ist. Unterhalb dieser Zone ist die St.-Lagerung am stärksten, nach oben zu nur wenig abnehmend. Auch bei starker Vergrößerung ist in dem Nekt. keine St. zu finden. Die Ep. ist ebenfalls st.-frei, ausgenommen die Saftventile. Scharfe Grenze zwischen Nekt. und Gr.-Gew. in der St.-Lagerung! Überaus viel St. liegt in der Nähe des Nekt., nach innen allmählich bis viel abnehmend. In der St.-Scheide der Gef.-Bdl. geringe Zunahme. In II überall etwas mehr St.

*Sedum angulatum.* Kons. 10. 7. 13.

Honigabsonderung von 5 am Blütengrunde symmetrisch angeordneten freien Höckern, die sich zwischen Kron- und Staubblättern

befinden. Untersucht wurden 2 Stadien: 1. normale Blüte, 2. Knospe kurz vor dem Aufblühen.

Sekretion: Diffusion.

Anatomic: Der sehr dichte Gef.-Bdl.-Ring des Stengels zerteilt sich am Grunde des Fr.-Kn. Der Hauptteil geht in die Achse des 5-fächerigen Fr.-Kn., die Nebenteile in die Perigonblätter. Von diesen gehen wieder Teile zu den Staubgefäßen. In das typische Nekt.-Gew. führen keine Gefäße, wohl aber verlaufen sie an dessen Grenze. Die Ep.-Z. des Nekt. sind größer als im Nekt.-Par., etwas abgeflacht. Interz. auch im Nekt. vorhanden.

Chlorophyll: Ist wohl im Blütenstiel, aber nicht im Nekt. vorhanden.

Gerbstoff: I und II. G. ist im allgemeinen sehr reichlich vorhanden und zwar in Idioblasten, die sich meist an die Gefäß-Bdl. anschließen. Auch im Mark des Stengels sind Idioblasten vorhanden, hellbraun gefärbt, während erstere tiefbraun sind. Vom Haupt-Gef.-Bdl. ziehen sich G.-Idioblasten zum Nekt. hinüber, entlang den Nebenbdln. Somit liegen am Grunde des Nekt. zahlreiche G.-Idioblasten, die sich in der Fruchtkn.-Wand fortsetzen. Die etwas gestreckte Ep. des Nekt. enthält sehr viel G. (tiefbraun), auch im Z.-Saft gelöst, in dem sich noch tropfiger Niederschlag findet. Die Ep. oberhalb des Nekt. ist auch tiefbraun gefärbt. Im Nekt.-Par. finden sich ganz zerstreut einige — natürlich kleinere — Idioblasten. Der G. liegt im Zellsaft, in der Mitte der Zelle ist der Kern sichtbar. Sein Inhalt ist plasmareich, körnig, im kons. Material grau gefärbt. Zwischen Nekt. und innerer Fr.-Kn.-Wand befindet sich wieder eine farblose Zone. Nur die Ep. der inneren Fr.-Kn.-Wand enthält äußerst viel G., ununterbrochen in jeder Zelle. Vergleichen wir mit diesen Untersuchungen die Ed. Wagners<sup>1)</sup>, so finden wir, daß die in Punkt 1, 2, 4, 5, 8 der Zusammenfassung aufgeführten Resultate vollkommen hiermit übereinstimmen.

Stärke: I. Sehr viel St. ist im Mark und mittelmäßig im Gr.-Par. des Stengels, ferner zwischen innerer Fr.-Kn.-W. und Hauptgef.-Bdl. sehr viel vorhanden. In der Nähe der Verzweigungsstelle des Gefäß-Bdl.-Ringes im Gr.-Gew. Anhäufung zu: Viel. Diese Anhäufung reicht bis in die Nähe des Nekt. Zwischen Staubgefäß und innerer Fr.-Kn.-W. (also oberhalb der Ansatzstelle des Nekt.) ist noch wenig St. vorhanden. Direkt oberhalb der Ansatzstelle des Nekt. liegt sehr wenig. Z., die G. enthalten, führen keine St. oder nur sehr wenig. In der Mitte des Fruchtknotens liegt um das Bdl. herum sehr viel St., sich an den Flanken der Hohlräume fortsetzend bis zur äußeren Ep. Zwischen der inneren Fr.-Kn.-W. und dem Nekt. befinden sich nur geringe Spuren von Stärke. Im Nekt. selbst ist keine Stärke zu konstatieren.

II. Hier sind alle Partien mit überaus viel St. erfüllt. Der Ort der Ablagerung ist derselbe wie bei I, in allen Teilen sehr viel mehr. Nur hat die Anhäufung direkt unter dem Nekt. nicht

<sup>1)</sup> Wagner, E., Über das Vorkommen und die Verteilung des G. bei den Crassulaceen. Diss. Göttingen 1887.

im selben Verhältnis zugenommen wie im übrigen Gew., nicht viel mehr als bei I. Besonders erwähnt sei hier, daß sich in diesem Stad. sogar im Nekt. Stärke findet. Die Ep. bleibt st.-frei, in der Spitze sind nur Spuren vorhanden, mittelveil liegt am Grunde des Nekt., hier geringe Anhäufung an den Seiten zeigend. Auch das Gewebe zwischen innerer Fruchtknoten-Wand und Nekt. enthält wenig St.

Kristalle: Treten in Form von Kristallsand auf, in nicht allzugroßer Zahl und zwar im Mark des Stengels, an der Fr.-Knotenbasis, in der Achse des Fruchtknotens (außerhalb des Gefäß-Bdls.) und zwischen Nekt. und Hauptgefäß-Bdl. oberhalb des Nebengef. Meist ist er in großen Zellen abgelagert. Auch die in Bezug auf Stärke und Kristalle gemachten Angaben Wagners (Resultate 11, 12) stimmen mit diesen Ergebnissen überein.

*Passiflora coerulea.* Kons. 9. 8. 13.

„Nekt. kleidet die innere, konkave Seite des kesselförmigen Perianthiums aus“ (Stadler,<sup>1)</sup> p. 44). Untersucht wurden 2 kons. und 2 frische Blüten.

Sekretion: Diffusion.

Anatomie: Großzelliges Grund-Gew. Kleinzelliges Nekt.-Gew. In letzterem auch noch feine Interz. vorhanden. Die sez. Ep. ist von einer kontinuierlichen Kutikula (ziemlich stark) bedeckt, diese wird am Ringwulst etwas dünner. Das Gefäß-Bdl.-System ist ganz dem Nekt. angepaßt (vergl. Stadler, p. 44 ff.).

Gerbstoff: Ist nirgends im Nekt. vorhanden, nur in der 2. Saftdecke ist an der Spitze viel G. traubig ausgefallen. In allen Z. ist hier auch noch diff. G. vorhanden. Diese Stelle war bei dem frischen Material auch durch Anthocyan rot gefärbt.

Stärke: kons. Material. Der Blütenstiel enthält viel St., sehr viel (blau) in der St.-Scheide des Gefäß-Bdl.-Ringens. In der Nähe des an das Nekt. herangehenden Gefäß-Bdls. liegt etwas weniger St. Das Nekt. selbst enthält nur wenig mehr. Nur einige Zellkomplexe — bald oben, bald unten im Nekt. — führen noch viel. Sehr viel St. liegt jedoch noch in dem übergebogenen Wulst. Die Ep. ist überall frei von St. Die 1. (innere) Saftdecke enthält wenig, gleichmäßig verteilt, die 2. (äußere) wieder viel, doch ist an der Spitze (Stelle der G.-Lagerung!) nur wenig vorhanden. Das zweite kons. Material zeigt ganz andere Verhältnisse. In allen Teilen bedeutend weniger St. vorhanden, im Nekt. selbst keine, viel nur in dem Ringwulst. In der 2. Saftdecke sehr wenig St. Geringe Mengen zeigt auch die St.-Scheide des Gefäß-Bdls. unterhalb des Nekt. Das Gr.-Par. ist st.-frei. Wenn auch diese Blüte kleiner als die erste war, so scheint sie aber doch schon alt zu sein oder die Ernährungsverhältnisse sind hier ungünstiger gewesen. Schon Stadler (p. 46) gibt an, daß das Nekt. der Knos-

<sup>1)</sup> Stadler, S., Beiträge zur Kenntnis der Nektarien und Biologie der Blüten. Diss. Zürich 1886.

pen durch einen außerordentlichen Gehalt an St. ausgezeichnet sei, daß er aber in einer 2 Tage alten Blüte St. nur noch in dem vorspringenden Wulst gefunden hat.

Bessere St.-Verhältnisse zeigten die frischen Stadien: Im Blütenstiel wenig St., ebenfalls sehr wenig im Gr.-Gew. Die Zone zwischen den beiden Gef.-Strängen enthält viel St. Äußerst reichlich ist das Nekt.-Gew. selbst damit (dunkel violett) angefüllt, von seiner tiefsten Z.-Sch. an bis zur übergebogenen Spitze. An den tiefsten Stellen liegt am wenigsten (doch noch viel), am meisten in dem Ringwulst (äußerst viel). Die Ep. ist st.-frei, fast st.-frei ist die innere Saftdecke, desgl. die äußere. Das Nekt. ist äußerst plasmareich. Die St.-Abnahme findet also zuerst unten im Gew., zuletzt an der am stärksten sez. Stelle statt!

Das in Glycerin aufbewahrte Material ließ sich mit Chloraljod sehr schwer nachfärben. Die Schnitte mußten erst wieder in reines Chloraljod gebracht werden. Auch so kam die tiefblaue Farbe bei dem frischen Material erst langsam zum Vorschein. Vielleicht ist die Diffusion durch verschleimten Zellinhalt verlangsamt worden (?).

Kristalle: Drusen von oxalsaurem Kalk finden sich besonders reichlich im Stengel in der Umgebung der Gefäß-Bdl. unterhalb der Nekt.-Ansatzstelle. Oberhalb kommen sehr viel weniger vor. Nur vereinzelt konnte ich sie im Nekt. selbst feststellen, und dann auch nur in den mittleren und tieferen Z.-Sch. Etwas reichlicher treten sie im Ringwulst auf. Nach Stadler sind in Knospen keine Kristalle vorhanden, daher sind sie als Nebenprodukt des Stoffwechsels aufzufassen (p. 46).

## 2. *Sympetalae*.

*Gentiana brevidens*. Kons. 8. 7. 13.

Nektarabsonderung erfolgt am Grunde des Fruchtknotens; die sez. Stelle umgibt den Fruchtknoten ganz und ist ca. 0,12 bis 0,15 cm hoch. Untersucht wurden 2 Stadien: 1. normale Blüte, 2. Knospe direkt vor dem Aufblühen.

Sekretion: Loslösen und Sprengen der Kutikula in kleinen Teilen!

Anatomie: Das Mark des Stengels ist äußerst locker gebaut, ähnlich wie das Schwammpar. im Blatt. Ein Gef.-Bdl.-Ring führt in den Fruchtknoten, in großer Entfernung am Nekt. vorbei. Die Fr.-Kn.-W. besteht aus großen, länglichen Z., die an der Basis kleiner (1:2) werden. Hier sind sie mehr rundlich-polyedr. Die Interz. sind ziemlich groß, Ep.-Z. länglich radial gestreckt, 1:2. Die subep. Z. werden nach innen zu allmählich größer; sie liegen lockerer und sind nicht mehr sehr meristematisch. Oberhalb des Nekt. sind die Ep.-Z. ziemlich quadratisch.

Gerbstoff: Ist in beiden Stad. nicht ausgefallen.

Stärke: Sämtliche Gew. in der Nähe des Nekt., sowie das Nekt. selbst sind vollkommen st.-frei. Nur die St.-Scheide der Bdl. führt auf der inneren Seite wenig St.



Das Nekt. ist schwach grün gefärbt. Zahlreiche kleine Chloroplasten finden sich darin, die aber nur in dem Diskus auftreten, ca. 7—8 Z.-Sch. tief. Auch die Ep. führt Chlorophyll. Bei II ist noch nicht so viel Chlorophyll erkennbar.

*Borrago officinalis.* Kons. 8. 7. 13.

Schwach verdickte Partien an der Basis der Frucht-Knoten sezernieren. Untersucht wurden 3 Stad.: 1. aufgeblüht, 2. kurz vor dem Aufblühen, 3. jüngere Knospe.

Sekretion: Diffusion und Sp.-Öff.

Anatomie: (vergl. auch Bonnier, p. 124 und Behrens, p. 245). Der Gefäß-Bdl.-Ring des Blütenstiels zerteilt sich an der Basis des Fr.-Kn., der Hauptteil geht in die Fruchtknoten weiter, Seitenzweige führen ins Perigon und in den Kelch. Das Nekt. sitzt sehr tief am Fr.-Kn., eben oberhalb der Ansatzstelle des Perigons. Es besteht aus isodiametrischen Z., die von kleinen Interz. durchsetzt sind. Seine Ep.-Z. sind rundlich quadratisch. Im alten Stad. sind die Ep.-Z. des Fr.-Kn. langgestreckt (sonst meist umgekehrte Verhältnisse). Die Kutikula ist sehr zart. Saftventile sind vorhanden. Eine scharfe Grenze zwischen Gr.-Gew. und Nekt. besteht nicht. Die Zellen des ersteren werden allmählich größer, auch die Interz. werden größer. Besonders reichlich sind diese am Grunde des Fr.-Kn. Diese Partie, die in der Jugend aus polyëdr. Z. besteht, streckt sich im ausgewachsenen Zustande und zwar zuerst in der Mitte der interz.-reichen Partie. Die Z. sind dann langgestreckt (10:1). Während das Nekt. bei I als eine kaum auffällige Wölbung am Fr.-Kn.-Grunde auftritt, sehen wir in jüngeren Stad. an dieser Stelle eine stark vorgewölbte Partie, die sehr frühzeitig auftritt. Das Gew. des Nekt. wird schon vollständig ausgebildet, während der Fr.-Kn. klein bleibt. Erst nach der vollständigen Ausbildung des Nekt. beginnt der Fr.-Kn. sich zu strecken.

Chlorophyll: Ist im Nekt. nicht vorhanden, es tritt erst an der Grenze zum Gr.-Gew. auf.

Gerbstoff: Je nach dem Alter können wir hier 3 Stadien unterscheiden: Stad. III. Bei schwacher Vergrößerung fällt sofort die äußerst intensive Bräunung im Nekt. und in der Fr.-Kn.-W. auf, ferner zwei breite Streifen, der eine direkt unterhalb des Fr.-Knoten, der zweite in der Mitte des Ovars (dieses ist schwächer gebräunt). Im Nekt. liegt am meisten G. in der Ep., diff. mit kleinen Tropfen. Etwas weniger liegt in der 2. subep. Sch., nach innen allmählich abnehmend, so daß eine helle Zone zwischen Nekt. und Fr.-Kn.-Basis entsteht. Im Nekt.-Par. liegt mittelmäßig diff. N, im Gr.-Par. wenig. Eine Differenzierung zwischen äußerer Fr.-Kn.-Ep. und Nekt.-Ep. besteht nicht, nur ist der G. an der Spitze mehr tropfig (dunkelbraun) ausgefallen. Auch hier nimmt der G. nach innen ab. Nur in halber Höhe des Fr.-Kn. tritt in der ganzen Breite der Fr.-Kn.-W. eine stärkere Anhäufung auf, aber nur in der äußeren Partie. Der breite Streifen am Grunde

des Fr.-Kn. besteht aus diff. N., in dem sich zahlreiche große G.-Tropfen finden. Auch in dem Ovar besteht der Niederschlag hauptsächlich aus großen Tropfen, in etwas schwächer gebräunter Gr.-Masse.

Stad. II. Der G. hat in allen Teilen stark abgenommen. Schon tritt eine Differenzierung zwischen Nekt.-Ep und äußerer Fr.-Kn.-Ep. auf. In dieser ist der N. dunkler gefärbt. Im Nekt.-Par. scheint der N. schaumig-körnig ausgefallen zu sein; in der Ep. diff. mit einzelnen Tropfen. Auch hat die G.-Lagerung an der Basis des Fr.-Kn. in dem interz.-reichen Gew. erheblich abgenommen und zwar zuerst in der Mitte des Streifens. Die oberen und unteren Partien des Streifens sind noch deutlich sichtbar. Direkt über dieser Stelle erscheint die innere Fr.-Kn.-Ep. g.-frei. Auch im Ovar tritt keine besondere Differenzierung mehr auf: mittelviel schaumig-diff. Niederschlag.

Stad. I. Noch weiter geht die G.-Abnahme in der offenen Blüte. Das ganze Nekt.-Gew. ist fast vollkommen g.-frei!, nur vereinzelt tritt sehr wenig diff. N. auf, dagegen zeigt direkt darüber die Fr.-Kn.-Ep. viel braun gefärbten N. In diesem Stad. hat der Fr.-Kn. seine definitive Größe erreicht.

Die Basis hat sich sehr gestreckt; der G. ist nur noch in der unteren Partie dieser Zone erhalten geblieben.

Zusammenfassung: Das frühzeitig angelegte Nekt. enthält äußerst viel G., verliert diesen z. T. bei seiner weiteren Ausbildung und ist zur Zeit der Sekretion fast ganz st.-frei. Interessant ist das Verschwinden des intensiv gefärbten Streifens in der Basalpartie des Fr.-Kn. Sobald dieses Gew. zu wachsen beginnt, tritt auch der G. zurück. Schließlich verschwindet der G. in der Mitte und oben ganz, wenn das Gew. die riesige Streckung erfährt. Nur an der unteren Grenze, die sich nicht streckt, bleibt der G. liegen!

Stärke: In sämtlichen untersuchten Stad. ist im Nekt. keine St. zu finden. Sehr viel St. ist in der St.-Scheide im Blütenstiel vorhanden (intensiv violett). Da sich der Gef.-Bdl.-Ring am Grunde des Fr.-Kn. verbreitert und einige Seitenzweige in die Nähe des Nekt. führen, so finden wir auch in nicht allzugroßer Entfernung von ihm St. Im Stad. III scheint die St.-Lagerung im Blütenstiel etwas intensiver zu sein, doch ist der Unterschied nur sehr gering.

Über den Inhalt im Nekt. sagt Behrens, p. 246: „Das Metaplasma dieser Pflanze enthält also nur Stoffe amyloidischer Natur, aus denen zu gewissen Zeiten flüssige Schleimsubstanzen ausgeschieden sind; Proteinkörper kommen in ihm nicht vor.

*Orobanche speciosa* (auf *Vicia faba*). Kons. 9. 8. 13.

Nekt. sitzt am Grunde des Fr.-Kn. An der Seite der großen Unterlippe ist die sez. Fläche fast doppelt so groß als die ihr gegenüberliegende. Es wurden 5 Stad. untersucht: 1. Blüte 2,2; 2—5 Knospen 1,6; 1,3; 0,7; 0,4 cm lang.

Sekretion: Diffusion und Sp.-öff.

**Anatomie:** Das Gef.-Bdl. verzweigt sich direkt unterhalb des Nekt., geht jedoch nicht in dieses hinein! Das Gr.-Par. ist sehr weitleumig. Große Interz. Eine scharfe Grenze zwischen Nekt.- und Gr.-Par. besteht nicht. Allmählicher Übergang. Im typischen Nekt.-Gew. sind die Z. rundlich polyedr. Sie sind auf einer jüngeren Stufe der Entwicklung stehen geblieben. Die Ep. ist einschichtig, ihre Kutikula sehr zart. Die Ep.-Z. sind ebenso hoch wie die nach oben folgenden Ep.-Z., aber nur ca.  $\frac{1}{3}$  so breit wie diese. Im Nekt. kleinere und größere Interz.

**Gerbstoff:** Stad. I. Bei schwacher Vergr. fällt das Nekt. sofort durch seine tiefere Bräunung auf. Der G. tritt, wie die folgenden Stad. zeigen werden, sehr früh auf. Am meisten G. führen die Ep.-Z.: viel, tropfig in diff. Gr.-Masse. Etwas weniger ist in der 1. und ff. subep. Sch. vorhanden. Der G.-Gehalt nimmt nach innen zu allmählich ab und erreicht schließlich den Farbton des übrigen Gr.-Gew. (ungefähr an der Grenze des Nekt.). Die Ep. des Gr.-Par. enthält mittelviel tropfigen G. Auffallend ist die starke G.-Lagerung am Grunde des Nekt. in großen und stark lichtbrechenden Tropfen. Solche große Tropfen begleiten auch die Gef.-Bdl., die in die Fr.-Kn.-W. gehen. Oberhalb des Nekt. ist nur wenig tropfiger Niederschlag in sonst farblosen Z. vorhanden.

Stad. II und III. Ähnlich wie in I. Ob in II etwas weniger G. vorhanden ist, ist mir nicht ganz klar, doch kann der Unterschied nur sehr gering sein.

Stad. IV und V. Hier scheint etwas mehr G. abgelagert zu sein, vor allem sind die Tropfen größer (wie an der Basis des Nekt. in I), besonders in der Ep. und 1. subep. Sch. Doch fehlt hier meist die diff. Färbung, die in I—III vorhanden war.

**Stärke:** Stad. I. Im Stengel der Blüte liegt sehr viel St. in dem weitmaschigen Gr.-Gew. — nicht peripher, sondern an der physikalisch tiefsten Stelle der Zellen. Doch tritt diese St.-Lagerung sehr gegenüber der in der Fr.-Kn.-W. zurück. Hier besitzen alle Z. überaus reichlich St. Eine weitere Steigerung erfährt die St.-Lagerung nach dem Nekt. zu. Das selbst dünn geschnittene Objekt wird fast undurchsichtig am Grunde des Nekt. Die oberen Partien des Nekt. sind in diesem Stad. verhältnismäßig hell. Die Ep. und 1. subep. Sch. sind sogar fast st.-frei. Nur an der Grenze von Nekt.- und Fr.-Kn.-W. tritt wieder eine erhebliche Steigerung (allmählich) auf, die nur von dem st.-freien Bdl. durchzogen wird. Also genau umgekehrt wie die Gerbstofflagerung! Oberhalb des Nekt. liegt in der Ep. nicht so viel St. (wenig bis mittelviel) wie im Gr.-Gew. (viel). Die innere Fr.-Kn.-W. scheint st.-frei zu sein; dafür enthält sie aber äußerst große G.-Tropfen.

Stad. II. Maximum der Stärkelagerung. Hier ist überall im Gr.-Gew. gleich viel St. vorhanden; nur im Nekt. ist äußerst viel St. abgelagert, auch in der Ep. Der Schnitt erscheint tief-schwarz.

Stad. III. Innere Fr.-Kn.-Ep. ist st.-frei. Nekt.-Ep. enthält nur sehr wenig St., im Nekt.-Par. bedeutend weniger als bei II, überall ziemlich gleichmäßig verteilt (bei I nicht).

Stad. IV. Stärkemengen ungefähr wie bei III, doch liegt hier am Rande weniger als in der Mitte und oben weniger als unten, ein Unterschied, der bei III nicht mehr bestand. In der Mitte viel, oben und am Rande wenig St.

Stad. V bestätigt ebenfalls diese Verhältnisse. In den äußeren 1—3 Z.-Sch. keine oder wenig St.

Resultat: Stärkemaximum und G.-Max. fallen nicht zusammen. Erst G.-Max., dann St.-Max! Die St.-Abnahme erfolgt im Nekt. zuerst außen, allmählich nach innen fortschreitend, auch zuerst oben beginnend. Bei der St.-Lagerung genau umgekehrt.

Stadler, der *Lathraea Squamaria* auf dieselben Verhältnisse untersucht hat, kommt für die St.-Lagerung zu einem ähnlichen Resultat (p. 12): „In den jungen Blüten findet man sowohl im Nekt. als auch in den benachbarten Gew. reichlich St. . . (sie) nimmt gegen die Ep. hin an Menge zu. In älteren Blüten ist weniger, in eben verwelkten meist gar keine mehr vorhanden. Sie verschwindet zuerst in den vorderen und hinteren Teilen sowie in der Ep., zuletzt in der mit dem Fr.-K. verbundenen Ecke des Nekt.“

Für G. sollen nach Stadler aber ganz andere Verhältnisse vorliegen: „Da Ferriacetat und Ferrichlorid . . . keine Wirkung hervorbrachten, fehlt es an G.“ Leider standen mir im hiesigen Garten nur Blüten von *Lathraea clandestina* zur Verfügung. Aber auch dieses Objekt zeigte im Nekt. einen intensiven Niederschlag bei der Behandlung mit  $K_2Cr_2O_7$ .

### *Nicotiana Sanderac.* Kons. 20. 8. 13.

Honigabsonderung findet am Grunde des Fr.-Kn. statt. Untersucht wurden: 1. offene Blüte 8,7; 1a 7,5; 2—4 Knospen: 7,0; 4,4; 2,5 cm lang. 1 und 3—5 sind aus einem Blütenstand!

Sekretion: Diffusion und Spaltöff.

Anatomie: (Ähnlichkeit mit *Borrado* und *Orobanch*.) Der Gef.-Bdl.-Ring des Blattstiels teilt sich am Grunde des Fr.-Kn. Der Hauptteil geht in die Mitte des Fr.-Kn., Seitenäste führen ins Perigon. Oberhalb dieser Verzweigungsstelle gehen nochmals Nebengef. vom Hauptgef. ab, um die Fr.-Kn.-W. zu innervieren. Auf diese Weise ist das Nekt. von Gefäßsträngen flankiert; in dieses führen keine Gef.Bdl. hinein. Das Gr.-Par. ist aus weitmaschigen, lockeren Zellen aufgebaut. Große Interz. Dadurch, daß Gef.-Bdl. am Nekt. entlang führen, ist letzteres ziemlich abgegrenzt. Hier sind die Z. engmaschiger (1:1), polyedr. Sehr kleine Interz. Die Ep.-Z. des Nekt. sind ziemlich groß, rechteckig, abgeflacht bis quadratisch. Die Kutikula ist äußerst zart. Auch die 1. subep. Sch. ist meist noch etwas abgeflacht, rechteckig. Oberhalb des Nekt. nehmen die Ep.-Z. gestreckte Formen 1:2 an; die Höhe bleibt dieselbe.

Chlorophyll: Im Nekt. findet sich kein Chlorophyll, oberhalb liegt an der Außenseite wenig.



Gerbstoff: Stad. I. G. ist mittelveil vorhanden; am meisten in der Ep., dunkle große Tropfen. Die Tropfen werden im Nekt.-Par. etwas heller und nach innen zu allmählich etwas kleiner. Meist liegt in jeder Z. ein Tropfen, oder seltener hängen mehrere Tropfen traubig zusammen. Außerdem ist in allen diesen Z. noch sehr wenig diff. N. vorhanden. In der Nähe der in die Fr.-Kn.-W. führenden Bdl. ist nur noch äußerst wenig feinkörniger N. zu konstatieren. Eine plötzliche Anhäufung zeigt wieder die innere Fr.-Kn.-Ep., die mittelveil diff.-schaumigen Niederschlag führt. Im Gr.-Par. unterhalb des Nekt. ist wenig schaumiger Niederschlag vorhanden. Direkt oberhalb des Nekt. ist in der Fr.-Kn.-W. an der Außenseite noch mittelveil N. vorhanden (tropfig), wie im Nekt., aber nach oben ziemlich plötzlich abnehmend. In den höheren Partien führen nur noch die Ep. G., innen diff.-schaumig, außen tropfig.

Stad. II und III dieselben Verhältnisse, nur scheint mir in I etwas mehr vorhanden zu sein. Doch ist der Unterschied nur äußerst gering. In I war in einzelnen Zellen traubiger G. zu konstatieren gewesen, in II und III ist jedoch in jeder Z. meist nur ein Tropfen vorhanden.

Stärke: Stad. I. In der St.-Scheide des Hauptgef.-Bdls. im Blütenstiel sehr viel St., im Gr.-Gew. keine. In den tieferen Partien des Nekt. findet sich nur noch in einzelnen Z. wenig St., nach außen allmählich zunehmend. Eine ziemliche Anhäufung ist in den Randpartien in halber Höhe der sez. Stelle zu konstatieren. Die Ep. enthält im Nekt. überall und oberhalb (außen!) mittelveil fast schwarz gefärbte St. Sehr viel liegt in der 1.—4. subep. Schicht, nach innen, oben und unten allmählich abnehmend, so daß oben und unten im Nekt. nur noch die Ep. und 1. subep. Sch. nennenswerte St. (mittelveil) führen. Stad. II zeigt eine starke Anhäufung: im ganzen Nekt.-Gew. äußerst viel St., in der Ep. etwas weniger, aber immerhin noch sehr reichlich. Die Stärkelagerung zeigt besonders an der Unterseite eine sehr scharfe Grenze (entlang den Gef.-Bdl.). In den tieferen Sch., in der Nähe der in die Fr.-Kn.-W. führenden Gef., etwas weniger St., doch ist auch hier noch sehr viel vorhanden. Im Gr.-Par. ist nur in den St.-Scheiden St. vorhanden. Stad. III. Lagerung wie in I; nur ist hier weniger St. vorhanden, an der Stelle der stärksten Lagerung 3 Sch. dick. Die Ep. ist fast ebenso gefärbt wie die 2 subep. Sch. In Stad. IV ist noch keine St. vorhanden, ausgenommen in den Sp.-Öff.

Die St. wird also zuerst in der Ep. und in den Randpartien in mittlerer Höhe abgelagert; allmählich schreitet die Lagerung nach allen Seiten weiter fort. Die St.-Abnahme erfolgt in genau umgekehrter Reihenfolge! Die G.-Lagerung ist in diesen Stadien schon konstant!

*Gloxinia hybrida.* Kons. 9. 8. 13.

Fünf lappenförmige Gebilde umgeben den Fr.-Kn., sind jedoch nur an der Basis mit ihm verwachsen. Untersucht wurden:

I. kons., II. frisches Mat.: 1. offene Blüte, 2. kurz vor dem Aufblühen, 3. sehr junge Knospe.

Sekretion: Durch Diffusion und einige wenige Sp.-Öff.

Anatomie: Gef.-Bdl. führen nicht direkt in das Nekt., wohl aber enge, im Querschnitt ziemlich quadratische Siebröhren, die von größeren plasmareichen Geleitzellen begleitet sind. Diese Siebröhren gehen bis in die Spitze des Lappens. Das Gewebe, auf dem das Nekt. steht, ist aus ziemlich rundlichen, weitmaschigen Z. aufgebaut. Große Interz. Im Nekt. bedeutend kleineres Gew.: polyedr. Z. Die Zellwände sind ziemlich stark, da die mechanischen Elemente hier fehlen. Dies ist besonders in den unteren Partien zu erkennen. Das Gew. ist hier älter als im oberen Teil des Nekt. Mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit ist hier oberhalb der älteren Partie eine basale Vegetationszone zu konstatieren, etwa in  $\frac{1}{3}$  der Höhe des Lappens. Oberhalb sind die Z. weniger meristematisch. Von dem Nekt.-Par. hebt sich scharf die Ep. ab; ihre Z. sind gestreckt (1:2) und enthalten je einen großen Kern.

Gerbstoff: Die Ep.-Z. heben sich oben vom Nekt.-Par. durch schwachen tropfigen G.-Gehalt ab. In letzterem ist er zusammengeballt. Einzelne Z. oder Z.-Komplexe führen etwas mehr G. Eine Steigerung in der G.-Lagerung ist im unteren Teil des Lappens zu erkennen. Hier liegt in der Ep. viel tropfiger G., doch nicht gleichmäßig verteilt. Einzelne Z. zeigen tiefere Bräunung. Fast ebenso intensiv wie die Ep.-Z. sind die axialen Z. gefärbt, besonders in der Nähe der Siebröhren. Am deutlichsten zeigt ein Längsschnitt die G.-Verhältnisse. Hier finden wir den G. in Form eines Kegels abgelagert, dessen Basis mit der Basis des Nekt. zusammenfällt. Die Basis des Lappens ist ganz mit G. gefüllt (bis ca.  $\frac{1}{5}$  der Höhe). Die Spitze des Kegels liegt ungefähr eben unter der Mitte des Lappens. Die normale Ep. führt keinen G., das Gr.-Par. sehr wenig.

Stärke: Das kons. Mat. führte im Nekt. keine St., sehr wenig im Gr.-Par. Ähnlich bei frischem Mat. Hier war allerdings in den basalen Regionen sehr wenig St. vorhanden. Unterschiede ließen sich in den 3 Stad. nicht feststellen. Bemerkt sei noch, daß sich das Nekt. und z. T. die darunter liegenden Z. in Glyzerin und Chloraljod nach längerer Zeit rötlich gefärbt haben (im frischen Mat.)!

### *Symphoricarpus racemosa.* Kons. 10. 7. 13.

Nektarabsonderung von ca.  $\frac{1}{4}$  des Umfangs der Blumenkrone bis zu ihrer halben Höhe. Untersucht wurden 2 Stad. 1. normal, 2. kurz vor dem Aufblühen.

Sekretion: Kollagenbildung.

Anatomie: Das Gr.-Gew. besteht aus lockeren, rundlichen Z., dazwischen nicht sehr große Interz. Die äußeren Ep.-Z. groß, rechteckig bis ein wenig gestreckt; die 1. subep. Sch. ist nur noch halb so groß. Innere Ep.-Z. neben dem Nekt. etwas abge-

flacht, so hoch wie die 1. subep. äußere Sch.; im Nekt. sind sie z. T. rechteckig, z. T. zu einzelligen Papillen umgebildet. Das ganze Nekt.-Gewebe ist kleinzelliger.

Gerbstoff: I. Die äußere Ep. und 1. subep. Schicht enthalten sehr viel diff. N. In der 2. subep. Sch. ist nur noch sehr wenig vorhanden. Bis auf einige wenige Z., die auch noch eine sehr schwache Bräunung zeigen, ist das übrige Gr.-Gew. g.-frei, mit Ausnahme der die Bdl. begleitenden Z.: mittelviel, hellbrauner N. Neben dem Nekt. enthält die innere Ep. mittelviel, diff., hellbraunen N., einige Z. der 1. subep. Sch. enthalten wenig. Sobald das Nekt. auftritt, führt die ganze 1. subep. Sch. mittelviel diff. N., z. T. auch körnig-schaumigen. Die Ep.-Z. selbst, sowohl die Papillen wie die normalen Z., enthalten reichlich körnig-tropfigen, schmutzig-grauen Niederschlag. Gleichzeitig tritt hier diff. N. auf. Selten liegt G. im basalen Teile der Papillen, fast immer im Köpfchen. Die Grundmasse in den ausgewachsenen Papillen ist ziemlich farblos. In Stad. II ähnliche Verhältnisse. Die äußere Ep. und 1. subep. Sch. sind tiefbraun gefärbt. Das Gr.-Par. enthält nur wenig G. mehr als bei I. Die innere Ep. ist auch etwas stärker gebräunt und die größten Papillen enthalten auch noch diff. G.

Stärke: Bei I im Gr.-Gew. und in den Papillen keine St. (ausgenommen in den Sp.-Öff. des Perigons). Bei II desgl., nur ist hier in den St.-Scheiden der Bdl. wenig St. (blau) vorhanden.

Kristalle: Kalkdrusen und Oktaëder kommen sehr reichlich zwischen der Bdl.-Zone und der sez. Stelle vor, weniger zwischen den einzelnen Bdl. und zwischen der Bdl.-Zone und der äußeren Ep.; desgl. weniger im Nekt. In der sez. Ep. selbst konnte ich keine Kristalle erkennen, wohl aber schon in der 1. subep. Sch. Auch in II sind die Kristalle schon sehr reichlich in derselben Verteilung vorhanden.

### *Cucumis sativus.* Kons. 22. 8. 13.

Nektarabsonderung „am Boden eines nackten, fleischigen Napfes“ (Knuth II, 1, p. 419). „Die Nekt. bestehen aus einem etwa 1 mm dicken Sekretionsgew. mit Wasserspaltöff. an der Oberfläche. Der ausgeschiedene Nektar ist Stärke, welche vom Protoplasma oder durch ein besonderes Ferment in Zucker umgewandelt wird“ (daselbst). Untersucht wurden 7 Stad. 1—2. Frucht schon 1,5 resp. 0,9 cm lang, 3. offene Blüte, 4—7. Knospen: 1,3; 1,0; 0,8; 0,6 cm lang. Bei 3 war das Nekt. ca.  $\frac{1}{2}$  mm dick und 6 mm breit.

Anatomie: Vom Blütenstiel führen Gef.-Bdl. in die Blütenachse, von denen sich Nebenbdl. abzweigen, die in die Perigonblätter und ins Nekt. führen. Eine Zeitlang verlaufen sie an der Grenze des Nekt., doch sind auch kleine Verzweigungen im Nekt. zu beobachten. Das Nekt. umgibt das Andrözeum, bezw. Gynäzeum als breiter fleischiger Ring. Seine Z. sind kleiner als die des Gr.-Par., ein scharfer Übergang besteht jedoch nicht. Im

Gr.-Gew. große Interz.; im Nekt. kleine. Die Z. des Nekt. sind rundlich, (locker), bis polyedr., ca.  $\frac{1}{2}$  so groß wie die Z. des Gr.-Gew. Die Ep.-Z. sind abgeflacht, viereckig mit etwas nach außen gebogener Membran. Die Kutikula ist etwas verdickt. Zahlreiche Sp.-Öff.

Das Nekt. wird schon sehr früh angelegt, zuerst wölbt sich ein oben flacher Zellkomplex in Form eines Kegelstumpfes vor, aus dem sich später der lappige Ring bildet. Eine solche Vorwölbung betrug bei meinen Objekten ca. 1,2 mm. Im jungen Stad. sind die Z. des Nekt.-Par. noch nicht so rund, sondern polyedr. Auch sind engere Interz. als bei alten Stad. vorhanden.

Gerbstoff: fehlt vollkommen, sowohl an der Basis, als auch im Nekt.

Stärke: An der Blütenbasis (also unterhalb des Fr.-Kn.) ist im Stad. I eine geringe Ansammlung von St. (mittelviel — bläulich) zu konstatieren; ebensoviel liegt in der Mitte des Griffels. Das Nekt. selbst ist st.-frei, nur führen noch die Sp.-Öff. wenig St.

In Stad. II ist auch im Nekt. keine St. mehr vorhanden; desgl. im Gr.-Par. Nur eben oberhalb des Ovars ist zwischen den Gef.-Bdl. wenig bläuliche St. abgelagert. Die beiden ersten Stad. waren, wie oben erwähnt, zwar noch blühend, hatten aber bereits ihre St. verbraucht und wahrscheinlich die Sekretion eingestellt. Daß das ältere Stad. noch etwas mehr St. führte, liegt wohl an der Stellung der Blüte oder an sonstigen biologischen Verhältnissen.

Stad. III. Das Nekt. ist viel plasmareicher als bei I und II. Wenig St. liegt an der Basis des Nekt. in der Mitte, mittelviel liegt im Blütenstiel (hellblau — violett), außerhalb des Gef.-Bdl.-Ringes.

Stad. IV. Das vorgewölbte Nekt. ist tiefschwarz durch J. gefärbt; äußerst reichlich St. Wenig St. liegt an der Basis der Blüte, desgl. wenig außerhalb der Blüte. Das Nekt. ist somit in Bezug auf die St.-Lagerung scharf abgegrenzt. Die St.-Lagerung ist nur durch Gef.-Bdl. unterbrochen, die st.-frei sind. Auch in der Ep. liegt viel St., nur etwas weniger als im Nekt.

Stad. V. Ähnliche Verhältnisse, nur liegt in allen Teilen weniger, doch immer noch reichlich St., bläulich-schwarz. Sie ist ziemlich gleichmäßig im Nekt. verteilt, nur findet sich an der Oberfläche eine geringe Anhäufung.

Stad. VI. Keine St. im Nekt. In der Ep. sehr wenig in den Sp.-Öff. Im Blütenstiel, außerhalb des Gef.-Bdl.-Ringes wenig St.

Stad. VII wie VI.

Außerdem wurden frische Blüten geschnitten (etwa Stad. I entsprechend): Im ganzen Nekt. noch viel St. (hellblau). Die Ep. ist vollkommen st.-frei.

Aus der Betrachtung der einzelnen Stad. geht zur Genüge hervor, daß bei Ablagerung der St. zuerst das Nekt. dazu benutzt wird, gleichzeitig die Basis und die Ep. nur in geringem Grade. In der Basis bleibt die St. ziemlich konstant, bis auch sie später



vor dem Verblühen verbraucht wird, jedenfalls ist in der Basis noch St. vorhanden, wenn das Nekt. schon keine mehr enthält. Das Nekt. häuft im Knospenzustande äußerst reichlich St. an, um sie sehr schnell in Zucker überführen zu können. Das Gew. wird sehr plasmareich und nach längerer Sekretion plasmaarm. Die Ep. enthält sehr früh St., gibt sie aber bei Beginn der Sekretion zuerst ab. Das St.-Max. liegt direkt vor dem Aufblühen.

*Cucurbita Pepo.* Kons. 8. 7. 13.

Nektarabsonderung, Sekretionsart, Anatomie wie bei *Cucumis sativus*.

Gerbstoff: Ist nicht vorhanden.

Stärke: Findet sich überaus reichlich an der Übergangsstelle vom Blütenstiel zum Nekt. (an der Basis) als ca. 0,8 mm breiter, 4 mm tiefer, 4 mm langer Streifen (tiefschwarz). Das Nekt. selbst ist fast vollkommen st.-frei, nur einige wenige Z. enthalten sehr wenig St. Gef.-Bdl. sind st.-frei.

Mit *Cucumis sat.* verglichen, fällt sofort die Verschiedenheit in der St.-Lagerung auf. Während bei letzterem das Nekt. selbst St. speicherte, bleibt es bei *Cucurbita* davon frei, und dafür wird die Basis mit Reservestärke angefüllt!

*Codonopsis ovata.* Kons. 8. 7. 13.

„Ein das Ovar umgebender fünfklappiger Ring sondert Nektar aus.“ (Knuth III, 2, p. 199.) Er ist nach Paasche<sup>1)</sup> in lebendem Zustande blauschwarz gefärbt.

Sekretion: Diffusion; nur in den äußeren Partien des Lappens.

Anatomie: Das Gr.-Gew. ist ziemlich weitleumig und besteht aus rundlichen, unregelmäßig angeordneten Z. Große Interz. An der sez. Stelle wird das Gew. etwas engmaschiger (nicht mehr sehr meristematisch), doch bleibt es locker; die Z. behalten ihre Form bei. Interz. kleiner. Die Ep. besteht aus abgeflachten, viereckigen Zellen, die oft doppelt so hoch sind wie die Ep.-Zellen des Lappens neben dem Nekt. (nach innen zu). Die Kutikula ist stark gewellt, dünn, aufgequollen. Die Sekretion erfolgt wahrscheinlich durch Diffusion, da Sp.-Öff. zu fehlen scheinen. Gef.-Bdl. gehen nicht ins Nekt.

Gerbstoff: Fehlt im Gr.-Par. Im Nekt. ist er auch nur in den Ep.-Z. vorhanden, wenig, zusammengeballt in diffuser Gr.-Masse. Ebenso fehlt G. in den nach innen zu liegenden Ep.-Zellen des Lappens. Die gekörnte Plasmamasse zieht sich, allmählich an Dicke abnehmend, bis zur Mitte hin.

Stärke: Ist nirgends vorhanden, weder im Gr.-Gew. noch im Nekt.

<sup>1)</sup> Paasche, E., Beiträge zur Kenntnis der Färbungen und Zeichnungen der Blüten und der Verteilung von Anthocyan und Gerbstoff in ihnen. Diss. Göttingen. 1910. p. 87.

Paasche gibt noch für *Cod. ov.* an (p. 87): „Innerhalb des Nekt. gelbe Chromatophoren in den ersten 4—5 subep. Sch.; innere Ep. frei. Anthocyan ebenfalls in den 4—5 hypodermalen Sch.“

*Campanula Vidalii.* Kons. 10. 9. 13.

Lage wie bei *Codonopsis ovata*; Nekt. ist im lebenden Zustande gelb gefärbt.

Sekretion: Diffusion. Sp.-Öff. sind sehr spärlich vorhanden.

Anatomie: Wie bei *Cod. ov.* Nur sind hier die Ep.-Z. des Nekt. mehr quadratisch. Die Ep.-Z. des Lappens neben dem Nekt. haben wohl dieselbe Höhe wie die des Nekt., sind aber nicht so breit (3:2). Gefäße gehen auch hier nur ans Nekt. hinan. Im Nekt. keine oder äußerst kleine Interz., nach innen zu allmählich zunehmend.

Gerbstoff: In der Nekt.-Ep. ist nur sehr wenig zusammengeballter N. vorhanden. Die tieferen Sch. haben sehr feinkörnigen Inhalt, doch keinen G. Die Ep.-Z. des Lappens neben dem Nekt. zeigen eine grünlich-schmutzige Farbe, sehr wenig zusammengeballten N. in diff. Gr.-Masse. Auffallend ist die G.-Lagerung in der ganzen äußeren Ep. des Fr.-Kn.: sehr reichlich, diff., gelblich-braun bis dunkelbraun, nach unten dunkler werdend. Unten ist auch die 1. subep. Sch. hellgelb gefärbt, nach oben bald abnehmend.

Stärke: Eine eigentümliche Rotfärbung, die erst nach längerer Zeit bei Wiederholung der Färbung auftrat, zeigt hier (wie oft bei Campanulaceen) das frisch geschnittene Nekt. Die Nekt.-Ep. ist bis auf sehr wenige Sp.-Öff. vollkommen st.-frei. Wenig liegt in der 1. subep. Sch., in der 2. sehr wenig. Dann folgt eine Zone, die keine St. führt. Erst in der Gegend, wo die großen Interz. liegen, ist wieder wenig St. abgelagert. Auffallend ist die Änderung, die die St.-Lagerung in der Ep. neben dem Nekt. erfährt. Während die Nekt.-Ep. st.-frei war, findet sich mittelviel St. daneben in der normalen Ep. Die 1. subep. Sch. enthält hier nur noch Spuren von St. Das ganze tiefere Gew. ist st.-frei. Das kons. Mat., das am selben Tage konserviert war, zeigte keine St., doch ist es nicht ausgeschlossen, daß die Blüte etwas älter gewesen ist.

Die St.-Abnahme setzt in der Ep. also dort ein, wo G. (im Nekt.) auftritt!

## b. Monocotylae.

### 1. Septalnektarien.

#### Allgemeine anatomische Verhältnisse.

Da die Sept.-Nekt. schon sehr oft anatomisch untersucht wurden<sup>1)</sup> und vor allem, da sie im großen und ganzen einen ähn-

<sup>1)</sup> Behrens, l. c. p. 86. — Graßmann, F., Die Septalnektarien. Flora. 1884. p. 113. — Stadler, l. c. p. 1. — Schniewind-Thies, J., Beitrag zur Kenntnis der Septalnektarien. Jena 1897.

lichen Bau zeigen, werde ich mich damit begnügen, kurz den typischen Bau solcher Nekt. zu skizzieren und gelegentlich auf einige Unterschiede aufmerksam zu machen.

Nach Graßmann kommen Sept.-Nekt. nur bei Monocotylen vor und sind „durch teilweise Nichtverwachsung der Fruchtblätter in den Septen“ entstanden. Ihre Form ist sehr variabel; so können wir sehr einfache gerade Nekt. finden, wie bei *Liliaceae* etc. oder schlangenförmig gewellte, die uns zu den herrlich verzweigten zickzackartigen Formen der *Bromeliaceae* und *Musaceae* führen. Fehlen die Sept.-Nekt. ganz, so ist an ihrer Stelle meist ein starkes Gef.-Bdl. entwickelt, und die Nektarabsonderung wird dann vom Perigon oder von epigynen Drüsen übernommen. An der Basis des Fr.-Kn. verzweigen sich im normalen Falle die Gef.-Bdl. und gehen teils in der Fr.-Kn.-W., teils in den Septen nach oben. Einerseits wird das an sich lockere Gew. des Fr.-Kn. dadurch gestützt, andererseits wird dadurch die Zufuhr von Sekretionsmaterial erleichtert.

Das Nekt.-Gew. unterscheidet sich scharf von dem Gr.-Par. Die sez. Z. sind gestreckt, haben sehr dünne Membranen und beeinflussen auch noch die 1—2 subep. Sch., die meist auch etwas gestreckte Formen annehmen. Alle sind sehr plasmareich. Der Übergang zum Gr.-Par. vollzieht sich allmählich. In vielen Fällen ist auch noch ein äußeres Nekt. vorhanden, dessen Ep.-Z. auch eine Formänderung erfahren haben. Die sez. Z. werden kleiner, ihre Kutikula sehr dünn. Doch sind hier auch oft Sp.-Öff. zu konstatieren. Die Sekretion erfolgt fast immer durch Diffusion.

Die Ausmündungsstelle des Nekt. ist je nach der Lage des Fr.-Kn. verschieden. Ist der Fr.-Kn. oberständig, so mündet das Nekt. unten am Fr.-Kn. und der Nektar fließt in dem äußeren Nekt. zum Blütenboden hinab. Beim unterständigen Fr.-Kn. steigt der Nektar im Nektarium oder in senkrechten Kanälen so lange empor, bis er den Blütenboden erreicht hat.

#### *Butomus umbellatus.* Kons. 14. 7. 13.

Knuth gibt Nekt.-Absonderung am Grunde des Fr.-Kn. an, doch ohne nähere Bezeichnung des sez. Organs. Graßmann behauptet (p. 115), daß die *Helobiae* überhaupt keine Sept.-Nekt. besäßen. Derselben Ansicht ist Schniewind-Thies. Jedoch konnte ich in den nur am Grunde verwachsenen 6 Fr.-Kn. 6 Sept.-Nekt. feststellen, die auch den typischen Bau der gewöhnlichen Sept.-Nekt. zeigen. Der Honig kann nur dadurch nach außen gelangen, daß er in der Spalte bis zur Trennungsstelle der einzelnen Fr.-Kn. hinaufsteigt und dann zwischen diesen nach außen fließt.

Das stimmt mit den Angaben Knuths überein, der sagt: „Der Honig wird an den Fr.-Blättern in so reichlicher Menge abgesondert, daß sich stets je ein großer Tropfen in der Spalte zwischen je zwei Fruchtknoten befindet.“ Ein äußeres Nekt. fehlt. Die Sekretion findet nur in den unteren Teilen des Nekt. statt, dessen tiefste Stelle auf gleicher Höhe mit der tiefsten Stelle der Ovar-

höhle liegt; der obere Teil des Nekt.-Spaltes dient nur als Ausführgang, wie sowohl verschiedene anatomische Verhältnisse, als auch Inhaltsdifferenzen erkennen lassen.

Untersucht wurden: 1. normale Blüte; 2. Knospe 1,3 cm lang, 0,7 cm breit; 3. 0,9 cm lang, 0,5 cm breit.

Anatomie: Da *Butomus* noch nicht näher beschrieben ist, so werde ich hier noch etwas näher auf die anatomischen Verhältnisse eingehen. Die Fr.-Kn. sind keilförmig in einander geschoben und nur am Grunde verwachsen. Das Hauptgef.-Bdl. des Blütenstiels verzweigt sich auch hier an der Fr.-Kn.-Basis und geht teils in die Kelch- und Blütenblätter, teils in die Fruchtknoten. In letzteren zerstreuen sie sich stark, da das Gr.-Gew. schwammpar.-artig gebaut ist und daher durch die Gefäße gestützt werden muß. Die meisten Einzelgef.-Bdl. sind an den schmalen Seiten der Fr.-Kn. zu finden. Fast ebenso zahlreich, aber z. T. größer, sind die Gef.-Bdl. in den Wandpartien. Die sez. Z. sind gestreckt (1:3) und von einer sehr zarten Kutikula bedeckt, die an Stärke zunimmt, sobald die Spalte nur noch zur Fortleitung des Sekrets benutzt wird. Auch die Ep.-Z. des Fortleitungsspaltes nehmen an Länge ab, sie sind nur noch wenig gestreckt (2:3). Durch die Ausbildung dieser typisch sezernierenden Z. wird auch das subep. Gew. in seinem Bau beeinflusst, allerdings nur in 2 Zellreihen. Die 1. subep. Sch. zeigt noch eine Streckung, die 2. ist polyëdr. isodiametrisch gebaut, stellt also den Übergang zu den rundlich ovalen Z. des Gr.-Gew. dar. Auch die 1. subep. Sch. des Fortleitungsspaltes ist etwas in ihrem Bau beeinflusst. Sie besteht aus nur wenig gestreckten, meist sechseckigen Z., die um so weniger Unterschiede vom Gr.-Gew. zeigen, je weiter sie vom Nekt. entfernt sind. Die sez. Z. sind äußerst plasmareich.

Chlorophyll: Das Gr.-Gew. des Fr.-Kn. enthält reichlich Chlorophyll, das in der 2. subep. Sch. des Nekt.-Gew. sehr weitgehend, in der 1. subep. Sch. und in der Ep. selbst ganz reduziert ist. In der 1. subep. Sch. des übrigen Spaltes ist es auch etwas reduziert.

Gerbstoff: In der äußeren Fr.-Kn.-Ep. und 1. subep. Sch. ist mittelmäßig, gelbbrauner, diff. N. vorhanden, sehr wenig (etwas hell) in der inneren Fr.-Kn.-W. Im Chlorophyll führenden Gew. ist auch sehr wenig diff. N. nachzuweisen, der in der Nähe der Spalten bis wenig zunimmt. Während hier auch in der Ep. G. vorhanden ist, fehlt er jedoch in den sez. Z. und den 2 subep. Sch. vollkommen. Auch in Knospenzuständen war hier kein G. zu konstatieren. Stad. I—III entsprechen sich vollkommen in der G.-Lagerung.

Stärke: Sehr viel (blau-violette) St. findet sich an der Basis der Fr.-Kn. und in der äußeren Fr.-Kn.-W. An der Basis besteht eine scharfe Grenze zwischen reichlich und wenig St. führendem Gew., sie liegt horizontal, eben unterhalb der tiefsten Stelle des Nekt. In den Septen ist äußerst wenig St. vorhanden. Eine Anhäufung findet sich um die sez. Stelle herum, doch bleibt die Ep. hier vollkommen st.-frei; die 2 subep. Sch. führen nur Spuren von



St. Dann folgt ein plötzlicher Übergang zu: Viel (ca. 6—7 Z.-Sch. breit), nach innen allmählich abnehmend. Die St.-Lagerung in der Nähe des Nekt. nimmt auch sehr bald nach oben zu ab, wo der Spalt nur noch der Fortleitung dient. Hier enthält die Ep. Spuren von St., die 1. subep. Sch. mittelviel. Im übrigen Gew. findet sich nur selten (ausgenommen in der Nähe der Bdl.) St. Der Querschnitt zeigt in Bezug auf das Nekt. ähnliche Verhältnisse; nur die Fr.-Kn.-Achse enthält ziemlich viel St. Auch befindet sich hier in der weiteren Umgebung des Nekt. mehr St. als in den ersten subep. Sch. desselben. Die Fr.-Kn.-W. enthält mittelviel St., reichlich in den St.-Scheiden der Bdl.

Stad. II. In der Achse findet sich hier keine besondere Anhäufung. Sehr viel (blau) St. liegt in der äußeren Fr.-Kn.-W. Übereinstimmend mit I sind die St.-Verhältnisse im Nekt.-Gew., auch ist hier wie in I die äußere Fr.-Kn.-Ep. vollkommen st.-frei, die 1. subep. Sch. ist noch fast st.-frei. Erst in der Chlorophyll führenden Partie ist sehr viel St. vorhanden.

Stad. III. Überall etwas mehr St., auch in den subep. Sch. des Nekt. Doch sind die sez. Z. selbst ganz st.-frei. Äußerst viel St. liegt in der äußeren Fr.-Kn.-W.

Kristalle: Konnte ich nirgends im Fr.-Kn. entdecken.

*Allium nutans.* Kons. 8. 7. 13.

Gerbstoff: Fehlte in allen 3 Stadien.

Stärke: Nirgends, auch nicht in der Knospe, vorhanden.

Sekretionsschläuche: Die axialen und peripheren Gef.-Bdl. sind von Sekretschläuchen umgeben, die im kons. Zustande tiefgrün erscheinen (wahrscheinlich Chromoxyd!). Solche Sekretschläuche kommen auch in den Samenanlagen vor. Solche Z. reichen bis zur Ausmündungsstelle des Nekt. (halbe Höhe des Fr.-Kn.). Stad. II zeigt in dieser Höhe im Fr.-Kn. schon keine derartige Färbung mehr, wohl aber an der Basis. In Stad. III fehlt sie auch an der Basis.

*Ornithogalum pyrenaicum.* Kons. 8. 7. 13.

Untersucht wurden: 1. normale Blüte, 2. kurz vor dem Aufblühen.

Gerbstoff: Ist nirgends ausgefallen.

Stärke: Nicht vorhanden.

Kristalle: Überaus zahlreich und lang (2—3 mal so lang wie gewöhnlich) sind die Raphidenbdl. in der Fr.-Kn.-W. Sie kommen schon in der 1. subep. Sch. vor, nicht in der äußeren Ep. selbst. An den Seiten des Nekt. sind bei weitem weniger und kleinere Raphidenbdl. vorh.; die sez. Z. selbst führen nie solche Kristalle. Auch in den Samenanlagen finden sich Kristalle.

Bemerkt sei, daß das jüngere Stadium ausnahmsweise nur 2 Septen aufwies, eine Tatsache, die schon Schniewind-Thier bei verschiedenen Monocotylen z. B. *Agapanthus umbellatus* (p. 44) nachgewiesen hat.

*Yucca angustifolia*. Kons. 10. 7. 13.

Untersucht wurden: 1. Blüte 4,0 cm lang, 2. Knospe 3,1 cm lang.

Anatomie: Das Septalnektarium ist sehr schmal mit einer kleinen Erweiterung an der Außenseite. Die äußere Einstülpung erscheint im Querschnitt rundlich, die innere Spalte ist z. T. geteilt in 2 wenig divergierende Ausstülpungen. Auch hier konnte ich einen Fr.-Kn. mit nur 2 Septen feststellen. Die äußere Fr.-Kn.-W. enthält zahlreiche Sp.-Öff., auch noch im äußeren Nekt. am Rand, doch scheinen sie hier an der sez. Stelle zu fehlen.

Gerbstoff: Fehlt im ganzen Fr.-Kn.

Stärke: Fehlt ebenfalls im Fr.-Kn. mit Ausnahme der Sp.-Öff. Im Knospenzustande ist auch noch keine St. vorhanden.

Kristalle: Konnte ich in I nirgends konstatieren, in II auch nur sehr wenige Raph.-Bdl.

*Kniphofia hybrida* (Gartenform). Kons. 9. 8. 13.

Untersucht wurden: 1. offene Blüte, 2,5 cm lang; 2. Knospe direkt vor dem Aufblühen, 2,4 cm lang; 3./4. Knospen, 1,7 und 1,2 cm lang.

Anatomie: Das äußere Nekt. fehlt.

Gerbstoff: I. Schon mit unbewaffnetem Auge erkennt man den G.-Reichtum dieses Objekts. Am meisten ist an der inneren Fr.-Kn.-W. (braunrot) vorhanden. Die Ep. enthält hier viel, die 1. subep. Sch. sehr viel und die 2. subep. Sch. wieder viel. Von hier aus nimmt der G.-Geh. nach außen allmählich ab, am hellsten sind die äußeren Ep.-Z. (sehr wenig, hellbraun). Überall ist der N. diff. ausgefallen. Auch in den Septen nimmt der G. nach der Mitte zu ab. Das Gew. erscheint hier schwach gebräunt. Ein wenig mehr G. scheint in den sez. Z. selbst zu liegen. Am wenigsten liegt in der Achse des Fr.-K. Auch dessen Basis zeigt keine besondere Anhäufung (wenig), an der Spitze nimmt der G.-Gehalt sogar ab, allerdings nur wenig.

Stad. II. wie I. Stad. III. In der inneren Fr.-Kn.-Ep. dieselben Verhältnisse wie bei I; in den sup. Sch. zunächst nach außen abnehmend. Doch erreicht die G.-Lagerung hier schon in der Mitte der Fr.-Kn.-W. ihr Minimum und nimmt nach außen wieder zu, bis die beiden Ep. gleich viel G. haben. Im ganzen ist etwas weniger G. als bei I vorhanden.

Stad. IV. Hier liegt in der äußeren Fr.-Kn.-Ep. und in der 1. subep. Sch. mehr G. als in der inneren Ep. Im allgemeinen ist weniger G. als bei III vorhanden. Die G.-Verhältnisse des Nekt. ändern sich während aller dieser Stad. nicht, oder es ist zur Zeit der Sekretion eine äußerst geringe Anhäufung darin zu konstatieren. Hier wird also der G. zuerst in der äußeren Fr.-Kn.-Ep. abgelagert, hier aber auch zuerst wieder z. T. weggenommen, oder er bleibt unverändert, während die innere Fr.-Kn.-Ep. erheblich an G. zunimmt. Das G.-Max. liegt direkt vor dem Aufblühen.

Stadler<sup>1)</sup> gibt für *Kniphofia aloides* an: „Mit Eisenchlorid konnte ich in keinem Falle auch nur eine Spur von Grün- oder Blaufärbung erhalten. Es fehlt also dem Nekt. wie dem ihm benachbarten Gewebe durch alle Entwicklungsstad. hindurch . . . an Gerbstoff.“

Stärke: Sehr viel rötlich violette St. ist im Blütenstiel, besonders reichlich in der St.-Sch., abgelagert, desgl. in dem axialen Gef.-Bdl. des Fr.-Kn. und der äußeren Fr.-Kn.-W., in der letzteren nach oben zu allmählich abnehmend. Die frisch geschnittene normale Blüte enthält in der äußeren und inneren Fr.-Kn.-Ep. überhaupt keine St. In der Fr.-Kn.-W. liegt in der äußeren Hälfte viel St., in der inneren wenig. Anhäufungen (zu: Sehr viel) finden sich in den St.-Scheiden der Bdl. Die Septen enthalten ebenfalls viel St., wenig jedoch in der Nähe der st.-freien inneren Fr.-Kn.-Ep. Die sez. Z. sind vollkommen st.-frei. Wenig liegt in der 1. subep. Sch., in der nur wenige Körner vorhanden sind. Ein anderes Stad. (IVa), sehr junge Knospe 1,5 cm lang, zeigte im ganzen nur sehr wenig St. In der äußeren Fr.-Kn.-W. ist wenig, ohne besondere Anhäufung in den St.-Scheiden, doch ist eine Zunahme an der Spitze des Nekt.-Spaltes zu erkennen. Sonst besteht in der St.-Lagerung kein Unterschied zwischen den Septen und der Fr.-Kn.-W. Wenig mehr liegt in der Achse des Fr.-Kn. Überall violette Farbe. Einen Übergang zwischen diesen beiden Stad. zeigen II und III des kons. Mat. Stad. IV (jünger als IVa) zeigt kaum eine Anhäufung in der Nähe des Nekt. Das ganze Gr.-Gew. ist gleichmäßig gefärbt (wenig). In III treten die Anhäufungen an den Flanken und besonders am Ende des Spaltes noch mehr als bei IVa hervor. II zeigt ungefähr dieselben Verhältnisse wie III, nur ist vielleicht in den St.-Sch. in der Fr.-Kn.-W. etwas mehr St. vorhanden. Das Nekt. ist in allen Stad. st.-frei!

Die St. wird also zuerst in der Fr.-Kn.-W., dann an den Flanken des Nekt. und besonders an dessen äußerem Ende, zuletzt in den Gef.-Bdl.-Scheiden abgelagert. Die erste Abnahme erfolgt an den Flanken des Nekt. und im inneren Teil der Fr.-Kn.-W. Also genau umgekehrt wie die Lagerung.

Die 1. subep. Sch. der inneren Fr.-Kn.-W. enthält äußerst viel St. bis keine oder wenig St. Der G. nimmt nach außen allmählich ab, die St. zu. Das G.-Max. ist erst in II erreicht, das St.-Max. schon in III. Also erst St. —, dann G.-Max.

Raphiden finden sich spärlich in der Fr.-Kn.-W. und in den Septen.

### *Agapanthus umbellatus.* Kons. 9. 8. 13.

Untersucht wurden: 1. normale Blüte 3,5; 2. eben aufgeblühte 2,9 cm lang.

Gerbstoff: Ist nirgends nachzuweisen.

Stärke: Ist an der Basis des Fr.-Kn. überall reichlich (bläulich-violett) vorhanden, besonders viel liegt in den St.-Scheiden.

<sup>1)</sup> l. c. p. 5.

Nach oben zu nimmt die St. ab, in der Spitze findet sie sich nur noch in der St.-Scheide. Die Umgebung des Nekt. ist an der Spitze fast st.-frei. Im Querschnitt fallen sofort die St.-Mengen in der Umgebung der Bdl. in der Fr.-Kn.-W. auf. Von hier aus nimmt die St. nach der Seite bald rapide ab, jedoch ist im ganzen Gew. nur noch wenig St. vorhanden. Eine geringe Steigerung erfährt die St.-Speicherung erst wieder an den Seiten der Sept.-Nekt. und eine weitere Steigerung in der Achse des Fr.-Kn.: viel, blau. Die sez. Ep.-Z. sind vollkommen st.-frei, desgl. die Ep.-Z. (außen und innen) der Fr.-Kn.-W. Die St. ist im Fr.-Kn. überall blau gefärbt, nur in den Samenanlagen erscheint sie rötlich violett. In II ebenso, nur ist hier nicht so viel St. wie in der älteren Blüte vorhanden. Das mag mit Ernährungsverhältnissen zusammenhängen.

Kristalle: In der Fr.-Kn.-W. finden sich zahlreiche, große, lange Schleimzellen, die Raph.-Bdl. enthalten. Diese treten an den Seiten des Nekt. nicht auf.

*Funkia coerulea.* Kons. 8. 7. 13.

Anatomie: Äußeres Nekt. fehlt.

Gerbstoff: Nirgends vorhanden.

Stärke: Die Ep. des Fr.-Kn. sind st.-frei, desgl. die Ep.-Z. der Sept.-Nekt. Die Reservestärke liegt als breites Band an der Außenseite des Fr.-Kn., ziemlich gleichmäßig verteilt: viel, blau. Anhäufungen zeigen die axialen und peripheren St.-Scheiden. An den Seiten des Nekt. liegt sehr viel St. Die St.-Lagerungen im Gr.-Par. werden auch im ausgewachsenen Zustande kaum verändert; jedoch findet sich hier an den Seiten des Nekt. entlang den Bdl. (3—4 Z. tief im Gewebe) etwas mehr St. (wenig).

Kristalle: Im äußeren Teile des Fr.-Kn. (im breiten St.-Bande) finden sich äußerst zahlreiche Z. mit Raph.-Bdl., die an den Seiten der Sept.-Nekt. spärlicher werden.

*Galtonia candicans.* Kons. 20. 8. 13.

Untersucht wurden: 1. offene Blüte 3,7 cm lang; 2. Knospe 1,9; 3. 1,5 cm lang (inkl. Fr.-Kn.).

Gerbstoff: Nicht vorhanden.

Stärke: Ist nur in der Umgebung der Gef.-Bdl. zu finden, viel in der Nähe der größeren peripheren, wenig in der Nähe der axialen Bdl. Ebenfalls wenig St. in der Umgebung der kleineren peripheren Bdl. (bläulich violett). Die Nekt. sind vollkommen st.-frei. Stad. II zeigt dieselben Verhältnisse wie I, nur ist hier deutlich eine Anhäufung (viel) an der Basis des Fr.-Kn. zu erkennen (ebenfalls bläulich violett). In der Fr.-Kn.-W. nimmt die St. nach oben zu allmählich ab; bis ca.  $\frac{2}{3}$  der Fr.-Kn.-Höhe ist noch mittelviel St. vorhanden. Die Spitze ist st.-frei. Stad. III zeigt weniger St. in der Umgebung der Hauptbdl. in der Fr.-Kn.-W. als bei I, keine in der Achse.

Kristalle: Raphiden kommen nur in der Fr.-Kn.-W. vor, nicht an den Seiten des Nekt., etwas weniger als bei *Agapanthus umbellatus*.



*Hemerocallis citrina.* Kons. 28. 7. 13.

Untersucht wurden 2 Stad.: 1. offene Blüte; 2. Knospe kurz vor dem Aufblühen.

Anatomie: Nach Graßmann (p. 118) fehlen bei H. die Sept.-Nekt. (er gibt 5 Arten an). Doch zeigte mir sowohl das kons., wie auch das frisch untersuchte Material, wenn auch nicht an gewohnter Stelle, so doch tiefer am Grunde des Fr.-Kn. solche Nekt. Sie sind wie gewöhnlich gebaut, meist 3-fach verzweigt und münden in der Höhe der tiefsten Stelle der Ovarhöhle, indem eine der drei Verzweigungen den Kanal nach außen bildet. Im Gr.-Gew. sind zahlreiche Interz. vorhanden, die jedoch zwischen der sez. und 1. subep. Sch. fehlen. Sekretion wie gewöhnlich.

Gerbstoff: Ist im Nekt. und Gr.-Gew. nicht vorhanden. Nur ganz unten am Fr.-Knoten, wo dieser mit dem Perigon verwachsen ist, ist die Ep. mit viel hellbraunem N. erfüllt.

Stärke: Vollkommen st.-frei sind die sez. Ep.-Z., desgl. die 1. subep. Sch. In II ist nur wenig St. vorhanden. Sie bildet den Übergang zum umgebenden Gew., in dem die St. allmählich etwas zunimmt. Durch diese St.-Lagerung erkennt man bei schwacher Vergrößerung 3 st.-reiche Zonen um die Nekt. herum. Das übrige Gr.-Gew. enthält ungefähr halb so viel St. Die stärkste Anhäufung findet sich jedoch in der axialen Partie um die Gef.-Bdl. herum. Die St. ist im ganzen Gew. blau gefärbt. In der axialen St.-Partie und den Nekt. liegt eine st.-freie Zone. Äußere und innere Fr.-Kn.-Ep. sind vollkommen st.-frei. Stad. I enthält sehr viel weniger St.

Sehr reichlich St. zeigte ein frisches Objekt. In der Achse liegt wenig bis mittelviel. rötlich-violette St., sehr viel in der Umgebung des Nekt., doch sind diese selbst vollkommen st.-frei. Auffallend ist die reiche St.-Lagerung in den Bdl.-Scheiden des mit dem Fr.-Kn. verwachsenen Perigons, sehr viel, tiefschwarz.

Kristalle: Sehr kleine Kristallschläuche finden sich in der Nähe der Ovarhöhlen; in der Fr.-Kn.-Wand und in der Nähe des Nekt. fehlen sie.

*Crocus dalmaticus.* Kons. 9. 3. 14.

Untersucht wurden 3 Stadien: 1. normale Blüte 11 cm lang, 2. Knospe 6,8 cm, 3. 3,7 cm lang (inkl. Fr.-Kn.).

Anatomie: Das Sept.-Nekt. findet sich nur im oberen Teil des Frucht-Knotens, es ist trotz der reichen Nekt.-Absonderung sehr klein.

Gerbstoff: Tritt in Idioblasten auf, selten in der Fr.-Kn.-W. und dann auch nur in der Nähe der Ovarhöhle. Die Ep. dieser Höhlen ist stets g.-frei. Zahlreiche Idiobl. finden sich in der 1., etwas weniger in den folgenden subep. Sch., besonders in den Septen. Die Ausbildung solcher Idioblasten scheint in direkter Beziehung zum Nekt. zu stehen, denn sie sind sehr zahlreich in der Nähe der Sept.-Nekt. im oberen Teile des Fr.-Kn., im unteren

Teile sind sie viel spärlicher. Oberhalb des Sept.-Nekt. zeigen sie auch eine unregelmäßigere Lage und fehlen an der Spitze ganz.

Im Stad. III ist der N. der Idioblasten nicht so dunkel gefärbt und schaumig; die Verteilung ist dieselbe.

Stärke: In I fehlt St. im Nekt., sowie in der Achse des Fr.-Kn. gänzlich. Die Partien an den Seiten der Sept.-Nekt. und am äußeren Ende desselben enthalten mittelviel blaue, körnige St. In der Fr.-Kn.-W. tritt sie nur vereinzelt auf. Die innere und äußere Fr.-Kn.-Ep. sind st.-frei.

Stad. II. Die sez. Ep. des Nekt. bleibt stets stärkefrei, in den subep. Sch. sind schon einzelne Körnchen zu konstatieren, desgl. in der Fr.-Kn.-Achse. Die äußere Partie um das Nekt. herum enthält sehr viel blaue St. Auch in der Fr.-Kn.-Wand ist etwas mehr vorhanden. Stad. III zeigt dieselben Verhältnisse wie II, in der Frucht-Knoten-Wand scheint etwas weniger vorhanden zu sein.

Erste Abnahme erfolgt also in den subep. Sch. des Nekt., dann am äußeren Rande desselben und in der Fr.-Kn.-W.

Kristalle: Nicht vorhanden.

### *Gladiolus Gandarensis.* Kons. 3. 9. 13.

Untersucht wurden: 1. normale Blüte, 2. kurz vor dem Aufblühen.

Gerbstoff: Lagerung in beiden Stadien dieselbe. Auch hier treten dunkelbraun gefärbte Idioblasten in eigenartiger Lagerung auf. Die äußere Fr.-Kn.-Ep. ist in den meisten Z. tiefbraun gefärbt (einige zeigen einen helleren Farbton [Gegensatz zu *Musa* s. u.]) Dazwischen treten einige ganz farblose Z. auf, die stellenweise auch an Größe, Gef.-Bdl. gegenüber, stark abnehmen. Reichlich treten die Idioblasten in der Fr.-Kn.-W. auf, ziemlich gleichmäßig zerstreut, oft liegen mehrere (3—6) zusammen. Die innere Fr.-Kn.-Ep. ist g.-frei! In der Achse des Fr.-Kn. sind nur wenige Idioblasten zwischen den Bdl. zu finden. Eine besond. Anordnung zeigen die Idioblasten in der Nähe des Nekt. Die sez. Z. enthalten nie (!) Idioblasten, das benachbarte Gew. selten. Erst außerhalb der sie begleitenden Bdl. treten Idiobl. in Reihen auf, 2—3 Z.-Sch. weit, doch sind hier auch noch mehrere Z. g.-frei. Interessant ist es, daß diese Idioblasten sich in der großen Mehrzahl an Bdl. anschließen. Oberhalb der Sept.-Nekt., wo die sonst seitlich von den Nekt. verlaufenden Gef.-Bdl. sich zu drei dickeren Strängen vereinigen, finden sich in den Septen viel weniger (oft weniger als in der Fr.-Kn.-W.) Idioblasten, da sie sich alle dem Gef.-Bdl.-Verlauf angeschlossen haben. Sie umschließen diese kreisförmig. Eine stärkere G.-Lagerung findet sich in der Fr.-Kn.-W. zwischen dem äußeren Ende des Sept.-Nekt. und der äußeren Fr.-Kn.-Ep. In der Nähe der Gef.-Bdl. ist ihre Zahl ca. doppelt so groß wie normal im Gr.-Gew. An den tieferen Stellen des Fr.-Kn., wo die Sept.-Nekt. nicht mehr vorkommen, liegen die meisten Idiobl. in der Achse, innerhalb und außerhalb des Gef.-Bdl.-Ringes.

Auch im Perigon sind zahlreiche Idioblasten anzutreffen, zu kurzen Zellketten vereinigt.

Stärke: Die sez. Ep.-Z. sind vollkommen st.-frei! Den Übergang zu dem mit äußerst viel (hellblau-rötlich-violett) St. erfüllten Gew. bildet die 1. subep. Sch. (mittelviel St.) Die st.-reiche Partie wird von Gef.-Bdl. begrenzt. Darauf folgt ein Gew. bis zu den Ovarhöhlen mit wenig St. Nach außen zu, in den Septen reicht die St.-Lagerung nicht viel weiter als das Nekt. selbst; desgl. nach innen. Die Achse enthält mittelviel, meist rötlich-violette St. Die Peripherie des Fr.-Kn. weist nur in der Mitte des Gew. wenig feinkörnige hellblaue St. auf, die in der Nähe der Gef.-Bdl. etwas zunimmt. Die Bdl. selbst sind stets st.-frei, desgleichen die innere und äußere Ep. des Fr.-Kn. Idioblasten enthalten keine St.

Stad. II. Die St.-Verhältnisse sind in allen Teilen dieselben, nur hier etwas reichlicher als in I. Die direkte Umgebung des Nekt. sieht tiefblau aus.

Kristalle: Calciumoxalat tritt in der Fr.-Kn.-W. sehr vereinzelt in Schläuchen in Form von langen Einzelkristallen auf.

### *Musa sanguinea.* Kons. 3. 9. 13.

Untersucht wurden: 1. offene Blüte, 2. Knospe.

Anatomie: Stark verzweigtes Sept.-Nekt. Im lockeren Gr.-Gew. liegen zahlreiche Bdl., unregelmäßig zerstreut, die in der Nähe des Nekt. zahlreicher werden. Seitenäste gehen in die Verzweigungen des Gr.-Gew. zwischen die Nekt.-Äste hinein. Zwischen diesen ist das Gr.-Gew. viel kleinzelliger als normal. Sonst wie gewöhnlich.

Gerbstoff: Das Nekt. ist vollkommen g.-frei, desgleichen die Umgebung der zwischen den Ästen verlaufenden Bdl. (Gegensatz zu *Gladiolus*). Zahlreiche G.-Idioblasten liegen in der Fr.-Kn.-Wand (gelbbraun), meist in der Nähe der zahlreichen kleinen Gef.-Bdl. Jedenfalls konnte ich in den Querschnitten kein Gefäß-Bdl. entdecken, das nicht in seiner Nachbarschaft mindestens 1—2 Idioblasten hatte. Letztere sind hier viel länger als bei *Gladiolus*. Im Gegensatz zu diesem Objekt führt *M. s.* in seiner Fr.-Kn.-Ep. keine Idioblasten. Desgl. sind 3—4 subep. Z.-Sch. g.-frei. Der Farbton der Idioblasten ist hier meist dunkelbraun, selten sind einige wenige heller gefärbt. In der Nähe des Nekt. sind die G.-Schläuche enger als sonst im Gr.-Gew., dafür aber auch etwas kürzer. Sie begleiten ähnlich wie Milchschräuche die Gefäß-Bdl., sind aber nicht mit einander verbunden.

Stärke: I. Im allgemeinen ist sehr wenig St. vorhanden. Die sez. Z. führen nie St., die 2 subep. Sch. sind fast ganz st.-frei. Erst in den folgenden Sch. ist sehr wenig St. zu finden. Im Gew. zwischen den Nekt.-Ästen ist wenig St. abgelagert, wohl sind aber große Leukoplasten vorhanden — diese führen nur wenig St. Im Grund-Gew. um das Gesamtnekt. herum ist äußerst wenig St. vorhanden.

II. Im ganzen etwas mehr St. als in I. Nekt. und 2 subep. Sch. sind wenig verändert. Im Gr.-Gew. zwischen den Ästen liegt mittelviel St. Um das Gesamtnekt. herum wenig, in den äußersten 10—12 Z.-Sch. fehlt sie bis auf geringe Spuren ganz.

### Zusammenfassung der Septalnektarien.

Allgemeines: Sept.-Nekt. wurden von mir neu nachgewiesen bei *Butomus umbellatus*, also auch bei *Helobiae*, und bei *Hemerocallis citrina*.

Gerbstoff: 1. bei *Helobiae* vorhanden.

2. bei allen untersuchten *Liliaceae* mit Ausnahme von *Kniphofia* im Fr.-Kn. nicht vorhanden. Bei *Kniph.* ist der als G. bezeichnete Stoff braunrot-schmutzig ausgefallen, doch Stadler hatte mit Ferrichlorid keinen Niederschlag erhalten.

3. bei *Iridaceae* und *Musaceae* fand ich Idiobl.

4. Die sez. Ep. und 2—3 subep. Sch. enthalten nie G., ausgenommen wieder *Kniphofia hybrida*.

5. Beziehungen zwischen innerer und äußerer Frucht-Kn.-Ep. scheinen nicht zu bestehen. G. fehlt in beiden bei *Crocus* (hier in der 1. subep. Sch. der inneren Ep. viel G.), bei den anderen Familien in beiden vorhanden.

6. Die nähere Umgebung des Nekt. enthält selten, und wenn vorhanden, wenig G.

7. Die Idioblasten liegen in der Nähe des Nekt. in der Nähe der Bdl.-Zone und zwar außerhalb derselben; bei *Crocus dal.* besonders reichlich in der Nähe des Nekt., bei *Gladiolus Gaud.* scheint mir eine solche Beziehung nicht zu bestehen. Bei *Musa* werden die Idiobl. in der Nähe des Nekt. enger und kürzer.

8. Das G.-Max. scheint kurz vor dem Aufblühen zu liegen bei *Kniphofia*, bei den übrigen untersuchten Formen wohl schon früher.

Stärke: 1. St. fehlt stets in der sez. Ep., desgleichen in der inneren und äußeren Fr.-Kn.-Ep.

2. Die Subep. des Nekt. enthält fast immer nur Spuren oder gar keine St., ausgenommen *Gladiolus* (mittelviel). In jüngeren Stadien wird hier meist wenig St. abgelagert.

3. Gespeicherte St. findet sich nie bei *Allium nut.*,<sup>1)</sup> *Ornithogalum pyr.*, *Yucca ang.* Sonst liegt sie meist in der Nähe des Nekt., sehr häufig aber auch in der Fr.-Kn.-W.

4. Das St.-Max. liegt meist kurz vor dem Aufblühen.

5. Erste Abnahme der gespeicherten St. findet in der Subep. des Nekt. statt, dann ziemlich gleichmäßig in den Septen und in der Fr.-Kn.-Wand. *Kniphofia* zeigte, daß der Ort der ersten Ablagerung der Ort der letzten Abnahme ist und umgekehrt.

6. Direkte Beziehungen zwischen St.-Lagerung und Sekretion bestehen nicht.

<sup>1)</sup> Vergl. Meyer, A., Lehrbuch der Agriculturchemie. IV. Aufl. 1895. I. p. 64: Abwesenheit von St. ist bei *Allium cepa* und *A. porrum* mit Sicherheit festgestellt.



7. Die Farbe der St. (mit Chloraljod gefärbt) ist in den St.-Scheiden meist rötlich violett, im Gr.-Gew. meist blau, bei *Gladiolus* violett und blau.

Beziehungen zwischen G. und St.

1. beide vorhanden: *Butomus umbell.*, *Kniphofia hybr.*, *Crocus dalm.*, *Gladiolus Gand.*, *Musa sang.*

2. beide fehlen: *Allium nut.*; *Ornithogalum pyr.*, *Yucca ang.*

3. G. fehlt, St. vorhanden: *Agapanthus umb.*, *Funkia coerulea*, *Galtonia cand.*; *Hemerocallis citrina*.

4. G. vorhanden, St. fehlt: War nie zu konstatieren.

5. G.-Idiobl. enthalten nie St.

6. Zellen mit viel G. enthalten wenig oder keine St. und umgekehrt: vergl. *Butomus*, *Crocus*, *Gladiolus*, *Musa*, *Kniphofia*.

Kristalle:

1. fehlen bei *Helobiae* (*Butomus*).

2. zahlreich bei *Liliaceae*, ausgenommen *Allium nut.*, hier findet man aber zahlreiche mit  $K_2Cr_2O_7$  intensiv grün gefärbte Sekretschläuche.

3. Bei *Iridaceae* und *Musaceae* mit Ausnahme von *Gladiolus* nicht vorhanden.

4. Mit Ausnahme von *Gladiolus*, wo Einzelkristalle zu finden waren, waren nur Raph. vorhanden.

5. Entweder kommen die Kristalle nur in der Fr.-Kn.-Wand vor: *Yucca*, *Agapanthus*, *Galtonia*, *Gladiolus*, oder in den Septen und in der Fr.-Kn.-W.: *Ornithogalum*, *Kniphofia*, *Funkia*, *Hemerocallis*. Jedenfalls sind die Raph. stets in Zellen abgelagert, die für den Organismus am entbehrlichsten sind. Deshalb finden sich im Nekt. nie Kristalle.

6. Beziehungen zwischen Kristallen und G. und St. scheinen nicht zu bestehen, desgl. nicht zwischen Kristall-Lagerung und Intensität der Sekretion, wie auch nach der Lage der Kristalle nicht zu erwarten ist.

## 2. Nektarien am Perigon und epigyne Drüsen.

*Lilium Martagon*. Kons. 10. 7. 13.

Nektarabsonderung von Rinnen an der Innenseite der sechs Perigonblätter; die Rinnen sind ca. 10—15 mm lang. Es wurden 3 Stadien untersucht: 1. normale Blüte 3,8; 2. Knospe 3,3; 3. 2,9 cm lang.

Sekretion: meist Diffusion, selten geringes Abheben der Kutikula.

Anatomie: (vergl. auch Stadler, p. 38). Das ziemlich großzellige Gewebe der Blütenblätter wird an der Stelle des Nekt. etwas engmaschiger, doch bleiben die Interz. auch hier erhalten. Im Gr.-Gew. finden wir ein stark ausgeprägtes Gefäß-Bdl.-System in 2 Zonen. Die etwas abgeflachte Ep. trägt eine schwache Kutikula. Am Rande der Rinnen stehen Papillen.

Gerbstoff: In der nach außen gelegenen Seite des Perigons ist in der Ep. gelbbrauner diff. N. vorhanden. Die innere Ep. ist sehr plasmareich, enthält größere Kerne, keine G.-Ausfällung. In allen Stadien dieselben Verhältnisse.

Stärke: Makroskop. Beschreibung: Objekt lag 24 Std. in Jod-Alkohol-Wasser: I. Inn. P.: St. nur in der Rinne und zu beiden Seiten am Rande des Perigons wenig.

I. Äuß. P.: St. ebenfalls in der Rinne, doch zu beiden Seiten derselben etwas mehr als bei I. i. P.

II. I. P.: Das ganze i. P. hat sich tiefblau gefärbt, fast gleichmäßig; nur an der Spitze ist es etwas heller. Die Ränder sind hier trotzdem dunkel gefärbt. Die Rückenlinie erscheint nur so weit die Rinne reicht blau. II. ä. P. ebenso wie II. i. P., nur ist die helle Stelle an der Spitze etwas größer.

III. i. P. und III. ä. P. zeigen makroskopisch keine Unterschiede von II. i. P. und II. ä. P.

Mikroskopische Beschreibung. I i. P. Die sez. Ep.-Z. sind fast alle st.-frei, desgl. die 1. subep. Sch. bis auf 3–4 Z.-Sch. In den folgenden Z.-Sch. liegt viel St., nach außen abnehmend. Im weitmaschigen Gr.-Par. befindet sich nur noch wenig St. Neben der Rinne liegt unter der stärkefreien Ep. an der Innenseite etwas St., die nach außen bald abnimmt. Die äußersten seitlichen Z. enthalten schließlich keine St. mehr. I. ä. P. gleich I. i. P.

II. i. P. Reichliche St.-Lagerung. Das ganze Nekt.-Gew. erscheint tiefschwarz, aus ihm ragen nur noch die Gefäß-Bdl. als hellgelbe Partien heraus. Die sez. Ep. enthält viel St., ist aber deutlich vom subep. Gew. zu unterscheiden. Die 1. subep. Sch. enthält sehr viel St., die folgenden sind durch die St.-Lagerung nicht mehr zu unterscheiden. Neben den Rinnen sind die St.-Lagerungen an der Innenseite ebenfalls sehr vermehrt. Die beiden mit Papillen besetzten Schutzleisten neben der Rinne sind ziemlich dunkel, desgl. rechts und links daneben die 3–4 ersten Z.-Sch. Allmählich nimmt die St. nach außen ab, doch ist hier in allen Z. mittelviel St. zu finden. Auffallend wenig ist die Rückenleiste an der St.-Lagerung beteiligt, obwohl sie direkt unter dem Nekt. liegt. Hier ist kaum mehr St. als bei I abgelagert. Die Ep.-Z. neben der Rinne enthalten auch mittelviel St., an den Seiten sind sie meist st.-frei; nur einige wenige weisen große St.-Körner auf. II. ä. P. desgl. III. i. P.: Ähnliche Verhältnisse wie bei II. i. P. Die sez. Ep. bleibt im ganzen unverändert, etwas mehr St. vorhanden. Hier sind besonders an den Seiten des Perigons St.-Körner vorhanden. Der dicke St.-Streifen unter der sez. Ep. ist nicht so breit wie bei II. III. ä. P. desgl.

Ein Längsschnitt (zu I) zeigt die meiste St. nicht am Grunde des P., sondern ca. 1 mm darüber. Der Grund enthält nur sehr wenig St. und nimmt erst allmählich nach oben zu. Bei schwacher Vergrößerung erscheint nur  $\frac{1}{3}$  der Breite mit St. angefüllt.

Zusammenfassung: Die St.-Lagerung beginnt zuerst in der inneren Seite des Perigons in der ganzen Breite ohne Bevorzugung des Nekt., selbst in der sez. Ep. wird St. abgelagert. Das

Max. ist erreicht, wenn das Nekt.-Gew. bis zur 2. Bdl.-Zone mit St. erfüllt ist. Die Abnahme beginnt zuerst in der Ep., dann in den 2 subep. Sch., schreitet aber nicht weiter nach der Mitte zu fort, sondern erst wird die St. dem Gr.-Gew. entzogen, und zum Schluß wird der dicke St.-Streifen in der 3.—4. subep. Sch. zur Sekretion verwandt; also Ort der ersten Ablagerung auch Ort der ersten Abnahme!

*Lilium candidum.* Kons. 8. 7. 13.

Lage wie bei der Martagon-Rinne ca. 1,5 cm brt., 5 mm lg.

Sekretion: Durch Diffusion trotz ziemlich starker Kutikula.

Gerbstoff: In der Rinne in der Ep. wenig, körnig-tropfiger N. in blaßgelber Gr.-Masse; auch die äußere Ep. enthält etwas G., allerdings sehr wenig. Die seitlichen Partien sind g.-frei, desgl. die oberhalb des Nekt. gelegenen Partien des P.

Stärke: Ist in großen Körnern reichlich abgelagert, am meisten in der Mitte der Rinne. Die Ep. enthält hier wenig St., fast nur als Wandbelag, während die subep. Sch. dicht mit St. auch im Innern erfüllt sind, besonders von der 3.—4. Z.-Sch. an. Doch besteht hier keine scharfe Grenze; allmähliche Zunahme bis zur Mitte des Perigons. Die Grenze bildet auch hier die äußere Gefäß-Bdl.-Zone. Das Gr.-Gew. wird durch diese Ablagerungen kaum beeinflusst. Auch oberhalb der sez. Stelle fehlt die St.

*Fritillaria imperialis.* I—III kons. 27. 4. 14.

IV—VI kons. 4. 4. 14., frisch: 21. 4. 14. beinahe verbl.

Am Grunde der 6 Perigonblätter befinden sich 6 kreisrunde bis ovale Nekt. Die 3 inneren sind etwas kleiner als die äußeren. Untersucht wurden die inneren. Die Farbe des P. ist gelbrot, von der sich dunkelrote Streifen scharf abheben. Die Außenseite erscheint etwas matt. An der Basis tritt eine dunkelvioletten Färbung auf, die an der Insertionsstelle in grün übergeht. Dieser dunkelvioletten Stelle gegenüber befindet sich auf der Innenseite das Nekt., selbst ganz farblos, äußerst reichlich sez.

Untersucht wurden: 1. beinahe verblüht 5,8 (noch sez.); 2. normale Blüte 5,6 (sez.); 3—6 Knospen: 4,5; 3,4; 2,8; 2,5 cm lang. Sekretionsart: Diffusion.

Anatomie: (vergl. Bonnier, p. 100). An der Basis der Blüten teilt sich der Gefäß-Bdl.-Ring, ein Teil geht in die Staub- und Fruchtblätter, ein Teil in die P.-Blätter. Letztere teilen sich wieder und durchsetzen so das ganze P. Dieses ist an der Basis sehr locker gebaut, erst durch das Nekt. tritt eine Differenzierung auf. Die Außenseite bis fast zur Hälfte der Breite behält die Zellform der Basis bei. Darauf folgt innerhalb der Gefäß-Bdl. eine sehr lockere, interz.-reiche Partie. Die äußeren ca. 6—7 Z.-Sch. bilden das Nekt. Die Ep.-Z. des Nekt. unterscheiden sich von den subep. Sch. kaum, sie sind etwas regelmäßiger, fast quadratisch gebaut. Auf der Außenseite wird die Ep. von ziemlich langabge-

flachten Z. gebildet, oberhalb des Nekt. ebenfalls von etwas längeren, abgeflachten Z.

**Anthocyan:** Oberhalb des Nekt. sind die Ep. und 1. subep. Sch. innen rötlich gefärbt; außen ist meist nur in der Ep. Anthocyan zu finden. Innen ist die Färbung intensiver. Unterhalb des Nekt. läßt die Färbung der ä. Ep. zwar etwas nach, doch sind hier sogar 2 subep. Sch. mit Anthocyan gefärbt. Innen nimmt die Färbung nach der Basis zu ab und fehlt schließlich ganz. Das Nekt. ist vollkommen farblos. Nur an seinen Rändern, an der ringförmigen Erhebung, ist eine etwas intensivere Färbung zu konstatieren, oben rötlichviolett, unten dunkelviolett. Das Max. der Färbung liegt an der Stelle, wo sich die Erhebungen zu bilden beginnen. Die Innenseite derselben ist ganz farblos. Andere Arten von *Fritillaria* (z. B. *latifolia*, *Meleagris*) enthalten nach Paasche (p. 7 ff.) auch in den subep. Sch. des Nekt. Anthocyan, nur die Ep. ist Anthocyan-frei.

**Gerbstoff:** I. Unterhalb des Nekt. ist in der ä. Ep. sehr viel dunkelrotbrauner N. vorhanden, der nach oben zu abnimmt. Erst oberhalb des Nekt. nimmt der G.-Gehalt wieder zu, erreicht aber die Intensität der unteren Ep. nicht. In allen diesen Ep.-Z. homogene Verteilung. In der 1. subep. Sch. ist viel weniger N. vorhanden, schmutzigbraun, unregelmäßig zusammengeballt. Auch hier ist die Färbung am Grunde am intensivsten, unterhalb des Nekt. bedeutend abnehmend. Die folgenden Sch. sind g.-frei, desgleichen das ganze Nekt.-Gew. Dieses ist an den Seiten scharf durch die G.-Lagerung abgegrenzt. Die untere Erhöhung zeigt hier die intensivste Färbung, viel, nach dem Blattgrunde abnehmend und fehlt schließlich ganz. Der N. ist an der Erhebung schaumig-tropfig in diff. Gr.-Masse ausgefallen. Auch enthalten hier die subep. Sch. viel G. im Gegensatz zu der oberen Erhebung, wo nur in der Ep. zusammengeballter N. zu finden ist.

Stad. II wie I.

Stad. III. G.-Niederschlag ist geringer als in I, besonders in den Ep.-Z. an der Außenseite am Grunde des Blattes. Auch ist in der unteren Erhebung am Rande des Nekt. nicht so viel G. vorhanden. Hier erscheint der N. schaumig homogen, hellbräunlich. Die Ep. der oberen Erhebung hat ungefähr die Ausbildung wie in I erreicht.

Stad. IV. Die Außenseite des Blattes zeigt am Grunde eine ganz schwache Braunfärbung. Die Erhebungen am Rande des Nekt. sind noch vollkommen g.-frei.

Stad. V und VI desgleichen, auch hier an der Außenseite fast g.-frei.

Das G.-Max. liegt also bei I u. II.

**Chlorophyll:** Fehlt im Nekt., nur ganz am Grunde des P. vorhanden.

**Stärke:** I. Die untere Partie des Blattes ist st.-frei. Erst in der Nähe des Nekt. wird St. abgelagert. Die Erhebung bleibt st.-frei. An deren i. Grunde beginnt die St.-Lagerung. Die sez. Ep. ist vollkommen st.-frei. Wenig führen die folgenden 6—8



engmaschigeren Z.-Sch., viel die nächsten 3—4 weitlumigen. Die Grenze wird von der Gefäß-Bdl.-Zone gebildet. Außerhalb derselben findet sich keine St. mehr, ausgenommen die Sp.-Öff. an der Außenseite des P. Die Farbe der St. ist überall blau-violett.

Stad. II desgl., etwas weniger St. Farbe dieselbe.

Stad. III. Sehr viel St. im ganzen Nekt.-Gew. Die sez. Ep. bleibt st.-frei, sehr plasmareich. Die 1. subep. Sch. enthält sehr wenig, sehr bald nach innen zunehmend. Auch außerhalb der Gef.-Bdl.-Zone ist sehr wenig St. vorhanden, desgl. im Gew. der Erhebung. Sehr scharf abgegrenzt ist die St. auch wieder an der unteren Erhebung und zwar dort, wo wir schon die Grenze des G. fanden. Der allmählich ins Gr.-Gew. übergehende Teil der Erhebung bleibt an der Innenseite bis zur Mitte fast st.-frei. Doch zeigt der Blattgrund an der Außenseite wenig St. Oberhalb des Nekt. ist nur sehr wenig St. vorhanden. Farbe wie bei I.

Stad. IV enthält weniger St. als III. Lagerungsverhältnisse wie bei III, doch ist die Grenze der unteren Erhebung noch nicht so scharf ausgeprägt.

Stad. V noch weniger St. als bei IV und zwar sind die Ep. und 5—6 subep. Sch. des Nekt. st.-frei. Erst die folgenden weitlumigen Z. enthalten wenig St. Auf der Außenseite ist sehr selten St. vorhanden.

Stad. VI enthält noch keine St.

Das St.-Max. liegt also bei III, und zwar wird die St. zuerst in der Nähe der Gefäß-Bdl., dann erst in der Nähe der sez. Ep. abgelagert, während die Abnahme umgekehrt zu erfolgen scheint. In der Erhebung sehr späte Ablagerung, sehr frühe Abnahme. Erst St.-Max., dann G.-Max. Doch ist das Gew., in dem beide Stoffe abgelagert werden, ein verschiedenes.

### *Colchicum speciosum.* Kons. 20. 8. 13.

„Nekt. wird von der verdickten Außenseite des untersten Endes der freien Staubfadenteile abgesondert“ (Knuth, II. 2, p. 512). Untersucht wurden 3 Stadien: 1. fast verblüht, 2. normale Blüte, 3. Knospe kurz vor dem Aufblühen.

Sekretion: Durch Saftventile.

Anatomie: Eben oberhalb der Verwachsungsstelle von Staubblatt und Perigon findet sich an der Außenseite des Staubblattes eine dicke Vorwölbung, deren Gew. sehr viel engmaschiger als das des Staubblattes und des P. ist. In der Vorwölbung sind die Z. unregelmäßig polyëdr. gebaut, während sie im übrigen Gew. meist rechteckig gestreckt sind. Am Grunde der Vorwölbung treten zahlreiche kurze, dicke Papillen hervor, die von einer dicken Kutikula bedeckt sind. Die Ep.-Z. haben sich nicht verändert; sie sind ziemlich lang, abgeflacht. Sp.-Öff. sind verhältnismäßig wenig vorhanden. Interz. sehr reichlich, im Nekt. kleiner als im Gr.-Gew., Gefäße gehen nicht ins Nekt. Das Perigon dient nur der Nektaraufnahme.

**Gerbstoff:** Viel diff. gelbbrauner N. ist in der ganzen Vorwölbung gleichmäßig verteilt. Erst an der Grenze der Vorwölbung wird die Färbung schwach. Das Gr.-Gew. des Staubfadens und des P. sind g.-frei. Nur die i. und ä. Ep.-Z. zeichnen sich durch großen G.-Gehalt aus. Die äußere Ep. des Perigons ist tiefdunkelbraun gefärbt, diff. G. Wenig G. liegt in der i. Ep. Die Ep. der Vorwölbung zeigt wieder sehr intensiv gefärbte Z. mit diff. G. In Stad. II ist allerdings im Staubgef. oberhalb des Nekt. eine grünbraune Färbung zu konstatieren. Hier scheint der G. in äußerst geringer Menge vorhanden zu sein, diff. Er tritt meist in den Ecken, resp. Enden der Z. auf, in besonders abgetrennten kleinen Zellsafträumen.

**Stärke:** Stad. I enthält keine St. mehr.

Stad. II. St. in den St.-Scheiden und z. T. äußerst geringe Spuren im Nekt.-Gew. Sehr viel St. in den Sp.-Öff.

Stad. III. In den St.-Scheiden etwas mehr St. (violett) als bei II, mittelviel; im ganzen Nekt.-Gew. ist mittelviel blaue körnige St. vorhanden. Die Ep. enthält wenig St. Das übrige Grundgew. des Staubgef. ist st.-frei. Ein Längsschnitt zeigt direkt unter der Vorwölbung in der Ep. eine kleine St.-Anhäufung.

Das G.-Max. ist also schon früher erreicht als das St.-Max.

### *Tulipa silvestris.* Kons. 28. 4. 14.

**Nektarabsonderung nach Kerner (I. p. 239).** „In den Blüten der Tulpen wird der Honig von Pollenblättern abgesondert. Jedes Pollenblatt ist zu unterst an der dem P. zusehenden Seite ausgehöhlt, und diese Aushöhlung ist mit Honig erfüllt.“ Diese Gewebe konnte ich an keinem Staubblatt feststellen, wohl scheint mir aber eine kleine Partie am Grunde der Staubblätter, zwischen diesen und dem P. zu sezernieren. Jedenfalls spricht der hier veränderte anatomische Bau dafür.

**Sekretion:** Diffusion.

**Anatomie:** Das Gr.-Par. der Staubblätter und des P. ist äußerst zart und großzellig. Nur an der beschriebenen Stelle ist das Gew. kleinzelliger und fällt durch seinen größeren Plasma-reichtum auf. Die stark abgeflachten i. Ep.-Z. gehen allmählich in kürzere und ein wenig gestreckte Z. über.

**Gerbstoff:** I. u. II. Der untere Teil des Staubfadens (Nekt.!) ist g.-frei. Das Perigon enthält außen sehr viel gelbbraunen G., ziemlich viel weniger an der Innenseite, in beiden nur in der Ep. Auffallend ist die G.-Abnahme, sobald das Gew. beginnt, sich anatomisch zu ändern. Die Abnahme erfolgt allmählich. Das Nekt. enthält nirgends G., im kons. Zustande sieht es grau aus infolge des Plasmareichtums.

**Stärke:** I. u. II. Weder im Nekt. noch im Gr.-Par. St. vorhanden.

### *Alstroemeria aurantiaca.* Kons. 8. 7. 13.

Von 6 P.-Blättern sind 2 innere mit Saftmalen versehen, die in schmalen Streifen zwischen den Hauptnerven liegen und reich-

lich Anthocyan führen. Am Grunde der P.-Blätter befinden sich Rinnen, in denen sich Nekt. sammelt, der teils aus den Sept.-Nekt. (nach Knuth III, 1. p. 151), teils aber auch vom P. selbst ausgeschieden wird.

Sekretion: Durch Saftventile.

Anatomie: Ähnlich wie bei *Lilium Martagon*.

Gerbstoff: Fehlt im Nekt. vollkommen. Nur die äußere Ep. und 1. subep. Sch. enthalten hellgelb-braunen, diff. N. (viel). Die Ep. enthält doppelt so viel als die 1. subep. Sch. Die Färbung ist am Grunde am intensivsten.

Stärke: Nach der Behandlung mit Jod-Alkohol-Wasser treten in der Rinne zahlreiche mit St. reich gefüllte Sp.-Öff. deutlich hervor, die am oberen Teile des P. fehlen. Da diese Sp.-Öff. in den Perigonblättern mit Saftmalen bei weitem (3 mal so viel) am zahlreichsten sind, kann man wohl annehmen, daß durch sie die Sekretion erfolgt. Für diese Annahme spricht auch, daß im gefärbten P. sehr viel mehr St. in der Rinne gespeichert wird als im ungefärbten. Das Gew. ist durch diese Lagerung ziemlich beeinflusst.

Gef.-Perigon: Die meiste St. findet sich in großen Körnern abgelagert, an den Seiten der Rinne; sogar in den Papillen findet sich etwas St. Etwas weniger liegt unterhalb der sez. Stelle, wo besonders die St.-Scheiden stark hervortreten. Die äußere, sehr stark kutikularisierte Ep. enthält in einigen Zellen sehr kleine St.-Körner, ebenfalls am Rande. Dagegen ist die innere Ep. an den Seiten des P. tiefblau gefärbt; etwas weniger St. liegt in der Mitte (viel). Wenig ist noch im Nekt. vorhanden, ziemlich gleichmäßig verteilt. Erheblich mehr St. zeigte ein anderes Objekt, obwohl beide Blüten am selben Tage geschnitten waren. Ep. und Nekt. sind hier nahezu gleichmäßig mit St. erfüllt. In den übrigen Partien etwas mehr St., also wohl ein jüngerer Objekt (aber beides offene Blüten). Das frische Material zeigte nach längerem Liegen in Glycerin und Chloraljod in der das Nekt. umgebenden Partie eine grüne Farbe (Stärke?) Im Nekt. und auf der Außenseite ist die Farbe der St. violett.

Ungef. P. Die Ep. ist st.-frei, bis auf die im gef. P. sez. Stelle. Hier ist sehr wenig kleinkörnige St. vorhanden. Überhaupt ist die St. sehr spärlich abgelagert, nur in den St.-Scheiden enthalten einige Z. sehr viel St.

Der Längsschnitt zeigt die meiste St. am Grunde des P., sie nimmt nach oben zu allmählich ab.

### *Iris hybrida* (Gartenform). Kons. 10. 7. 13.

Alle drei inneren P.-Blätter sez. am Grunde. Da die 3 i. P. verwachsen sind, sez. die ganze Fläche (ca. 4 mm hoch). Es wurden 2 Stad. untersucht: 1. verblüht, 2. normale Blüte.

Sekretion: Abheben und Zerreißen der Ep.! Sp.-Öff. fehlen. Kutikula wird mit ClZnJ nicht gebräunt.

Anatomie: Ähnlich wie bei *Lilium Martagon*.

Gerbstoff: Ist nirgends vorhanden.

Stärke: II. Im ganzen ist sehr viel St. vorhanden, die i. Ep. enthält sehr wenig feinkörnige St. Etwas mehr in den 3 folgenden Sch. Dann folgen Z. mit sehr viel St. bis  $\frac{3}{4}$  der P.-Breite. Die ä. Z.-Sch. sind wieder arm an St. Hier ist sie auch unregelmäßig verteilt. Die ä. Ep. enthält in einzelnen Z. St. Der Längsschnitt zeigt ganz am Grunde des P. wenig St., sie nimmt aber ca.  $\frac{1}{2}$  mm über der Ansatzstelle rasch zu und bleibt dann ziemlich gleichmäßig verteilt.

Im verblühten Objekt II: Unterhalb der Ansatzstelle des P. noch etwas St., in dem früher stark erfüllten Gew. nur noch wenige Körner. Nur in der ä. Ep. sind einzelne Z. stark mit St. angefüllt. Der Lage nach sind es Schließzellen. Auch unter der inneren Ep. findet man in einigen Z. mittelviel St., allerdings selten.

Chlorophyll: In der Außenseite des Perigons vorhanden, das nach innen zu allmählich verblaßt; aber als Leukoplasten bleiben diese Körner erhalten.

### *Hedychium maximum*. Kons. 6. 9. 13.

Zwei mit zahlreichen Papillen besetzte epigyne Drüsen sez. und zwar durch Diffusion.

Anatomie: (vergl. Schniewind-Thies, p. 26). Mitten auf dem Fruchtknoten befinden sich zwei oben etwas zugespitzte, im Querschnitt hufeisenförmig erscheinende Höcker, in die zahlreiche Gef.-Bdl. aus dem Fr.-Kn. hineinführen. Diese verzweigen sich äußerst reichlich und endigen dicht unterhalb der Papillen. Das Gew. ist ziemlich weitmaschig; große Interz. zwischen rundlich länglichen Z. Erst in den peripheren Sch. nehmen die Z. eine regelmäßige Lage in Reihen an. Die 2. subep. Sch. wird ziemlich sechseckig, die erste etwas gestreckt rechteckig. Die Ep.-Z. sind alle zu sehr langen, oben keulenförmig angeschwollenen Papillen umgebildet, die dicht gedrängt bei einander stehen. Dadurch, daß hier alle Ep.-Z. zu Papillen umgebildet sind, unterscheiden sie sich von den von Behrens (p. 113) beschriebenen epigynen Drüsen von *Diervilla floribunda*. Bei dieser sind nur wenige Ep.-Z. der epigynen Drüse zu solchen Papillen umgewandelt. Bei *Hed. max.* lassen die Pap. nur sehr selten Quermembranen erkennen. Nur in Bezug auf den Plasmareichtum bestehen in den Papillen Unterschiede. Die untere Partie (ca.  $\frac{1}{3}$  der Länge) ist reich mit Plasma angefüllt, die Mitte ist plasmaarm, und das Ende der Pap. enthält wieder viel körniges Plasma. Diese Differenzierung hängt wohl mit der Drehung der Pap. zusammen. Denn diese sind unten normal entwickelt, beginnen dann ein Stückchen sich spiralig zu drehen und sind dann an der Spitze wieder normal gebaut. Es sind also keine einfachen „Prismenzellen“, von denen Schniewind-Thies spricht. Eine Kutikula fehlt.

Gerbstoff: Das unterhalb der Drüse liegende Gr.-Par. ist reich an G.-Idiobl. (dunkelbraun), die in der Drüse sehr viel spärlicher auftreten, und zwar liegen hier die Idiobl. zwischen den



Bdl., ziemlich in der Mitte der Drüse, bis zu  $\frac{2}{3}$  der Höhe. Im oberen Drittel konnte ich keinen G. mehr konstatieren. Die sez. Pap. und die subep. Sch. sind vollkommen g.-frei. Die Ep. des Nekt.-Bodens enthält viel, diff., hellbraunen N.

Stärke: Bei schwacher Vergrößerung erkennt man wenig St. an der Spitze des Fr.-Kn. Die Gef.-Bdl. erscheinen wie gewöhnlich hellgelb. Wenig St. liegt in den inneren Partien der Drüse, während der Rand unterhalb der Papillen sehr viel bräunlich erscheinende St. führt. Die Pap. sind hellgelb gefärbt. Bei starker Vergrößerung erkennt man, daß die G.-Idiobl. keine St. führen. Die St. des Gr.-Gew. nimmt nach außen allmählich zu. Ca. 5—6 Sch. sind reich mit St. erfüllt. Die Papillen sind vollkommen st.-frei.

Ölzellen; In den epigynen Drüsen treten zahlreiche, z. T. polyëdr.-rundliche, ölführende Z. auf. In diesen ist meist noch Plasma vorhanden; sind große Plasmamassen erhalten, so erscheinen sie tropfig-körnig in der Mitte der Z., das Öl wird also zw. Membran und Plasma ausgeschieden. Die Mehrzahl solcher Z. liegt in der Mitte, doch zeigen auch die Randpartien noch solche Z., nach oben zu nehmen sie an Zahl ab. Die Spitze (ca.  $\frac{1}{4}$  der Gesamthöhe) ist frei von solchen Z.

# 1. Ersatz der Nektarien durch „Futterwarzen“.

*Stanhopea insignis.*

Kons. 28. 7. 13., frisch 24. 7. 13.

Die Futterwarzen (nach O. Porsch: Erläuterungen zu den Kny'schen Wandtafeln, zu Taf. 111 und 112) befinden sich im Hypochil. Untersucht wurde: 1. Knospe (frisch und kons.), 2. bereits gewelkte Blüte. Weiter wurden die St.-Verhältnisse in einer faulenden Blüte untersucht. Die bereits angewelkte Blüte wurde auf eine mit feuchtem Fließpapier ausgekleidete Petri-Schale gelegt und mit einer Glasglocke bedeckt. Die 3 Schnitte wurden am 1., 3. und 5. Tage nach dem Beginn der Fäulnis untersucht. Am 5. Tage ließ sich das Objekt nur noch schlecht schneiden.

Sekretion: Findet nicht statt.

Anatomie: Die Grenze zwischen Speicher- und Gr.-Gew. ist ziemlich scharf; ca.  $\frac{1}{3}$  der ganzen Gew.-Breite wird vom Futtergew. eingenommen. Letzteres besteht aus verhältnismäßig großen Z., die teils rundliche, teils polyëdr. Gestalt haben. Eine typische Ep. fehlt bei den Futterwarzen. Die kutikularisierten Teile derselben werden nach Porsch (p. 506) schon sehr früh abgehoben.

Die Z.-Membranen sind nach außen äußerst dünn. Am Grunde der Speichergewebe verlaufen kleine Gef.-Bdl. Im Gr.-Gew. sehr große Interz., im Speichergew. kleiner.

Gerbstoff: I. G. ist nur stellenweise vorhanden, und zwar in der Ep. auf den Futterwarzen. Diese Stellen sind auch schon in frischem Zustande rot gefärbt.

Stärke: I frisch. Die Speichergew. sind tiefschwarz durch J. gefärbt, gleichmäßig. Auch besteht kein Unterschied zwischen Speichergew. und der äußersten Zellreihe desselben!! Das folgende Gr.-Gew. enthält im Verhältnis zum Nekt. nur wenig St. in allen Z. Eine Anhäufung zeigen nur noch die 1.—2. subep. Z.-Sch. Die äußere Ep. ist fast ganz st.-frei, ziemlich plasmareich. Im kons. Material fand sich körnige Plasamasse, auch hier war nicht so viel St. zu konstatieren wie in I (frisch), doch wird dies mit dem Alter der Knospe zusammenhängen.

Stad. II. 1. Die Stärke hat erheblich abgenommen. Das Gr.-Par. ist fast st.-frei, desgl. die äußere Ep. und die äußeren Partien der Speichergew. (1. Zellreihe und Futterwarzen an der Spitze). Das Speichergew. enthält sehr viel weniger St. als in der Knospe, immerhin noch viel. II. 2. Im Warzengew. noch mittelmäßig St. Am dunkelsten sind hier die tieferen Sch. des Speichergew. gefärbt, ebenfalls ziemlich dunkel die Einsenkung zwischen zwei Warzenerhöhungen in der Ep. Also zuerst Abnahme in den äußeren Partien. II. 3. Verhältnis wie bei II. 2, nur überall noch weniger St.

Hieraus ergibt sich, daß, obwohl das Objekt schon ganz verfäult war, nicht die gesamte St.-Menge veratmet worden war.

## Zusammenfassung.

### I. Anatomisch-physiologischer Teil.

Wie schon aus den einzelnen Untersuchungen der verschiedensten Forscher hervorgeht, lassen sich prinzipielle anatomische Unterschiede zwischen floralen und extrafloralen Nektarien nicht feststellen. Ebenso wenig wie der Bau ist die Sekretionsart für die eine oder die andere Gruppe charakteristisch. Am häufigsten scheint mir die Sekretion durch Diffusion zu erfolgen; auch Sekretion durch Spaltöffnungen ist nicht selten zu beobachten. In einzelnen Fällen kommt Kollagenbildung (nach Behrens) vor. Auch Stadler<sup>1)</sup> ist der Ansicht, daß „eine Beziehung zwischen der äußeren Form des Nektariums und der Art der Sekretion sich aus den behandelten Fällen nicht ergibt.“ Doch glaube ich, eine solche Beziehung in den Fällen gefunden zu haben, wo die ganze verdickte Kutikula abgehoben und zerrissen wird. Die sezernierenden Epidermiszellen sind in solchen Objekten stets langgestreckt (ca. 1:8 und länger). Allerdings fand ich bei anders ausgebildeten Epidermiszellen (bei geflachten oder kurz gestreckten) ein Zerreißen der Kutikula nur bei *Lilium Martagon* und *Gentiana brevidens*. In diesen Fällen wird aber stets nur eine sehr kleine Partie der Kutikula abgehoben und zerrissen. Eine meines Wissens bisher nicht bekannte Sekretionsart konnte ich bei *Impatiens scabrida* und *Sambucus nigra* nachweisen und zwar durch einen rhexigenen Spalt.

<sup>1)</sup> l. c. p. 76.

Sehr oft ist bereits auf das Fehlen oder die geringe Ausbildung von Interzellularen hingewiesen, jedoch glaube ich kaum, daß hier ein direkter Zusammenhang zwischen letzteren und dem Nektariumgewebe, resp. der Sekretionsart besteht. Die größten und zahlreichsten Interzellularen fand ich in floralen Nekt., häufig fehlten sie in extrafloralen ganz. Diese Verhältnisse scheinen mir in dem zarten Aufbau der Blüten begründet zu sein, während die extrafloralen Nektarien oft nicht mehr so meristematisch sind wie die floralen.

Über die Ausbildung der Gefäßbündel sagt Stadler<sup>1)</sup>, „daß die Vasalien einen integrierenden, nie fehlenden Bestandteil, wenn auch nicht des Nektariumgewebes, so doch des Nektariumbodens bilden, meist sehr stark entwickelt sind und an der Grenze des spezifischen Drüsengewebes verlaufen, wohl auch mit ihren zarteren Bestandteilen, dem Kambiform, in dasselbe ausstrahlen.“ Im allgemeinen stimmen meine Untersuchungen mit Stadlers Resultat überein, allerdings fand ich nur in einzelnen Fällen eine Innervierung des Nektariums selbst, z. B. bei *Capparis spinosa*, *Cucumis sativus*, *Cucurbita Pepo*, ferner bei *Acacia cornigera* (besonders Phloem). Auch bei *Gloxinia hybrida* waren nur Siebröhren zu konstatieren, die bis an die Spitze des Nektariumlappens führen. Selten fehlte eine besondere Ausbildung des Gefäßsystems, z. B. bei *Gossypium indicum* (auf der Mittelrippe) und bei *Silene orientalis* (am Stengel). Hierfür gibt Schwendt eine Erklärung, der auch ich mich anschließen möchte: „Man kann hier vielleicht die Lage derselben im Rindengewebe, das ja auch Kohlehydrate leitet, für das Fehlen der Gefäßbündel geltend machen.“ In allen übrigen Fällen wurde das Nektarium entweder scharf vom vorübergehenden Gefäßbündel begrenzt, oder es führten größere Zweige zum Nektarium und endigten meist blind unterhalb derselben.

Da ich nur wenig Objekte entwicklungsgeschichtlich verfolgt habe, so kann ich mir über die Zeit der Ausbildung des Nektariums auch kein Urteil erlauben. Erwähnen aber möchte ich, daß ich bei floralen Nektarien eine frühe, bei extrafloralen eine späte Ausbildung fand. So ist z. B. das Nektarium bei *Borago officinalis* schon sehr weit entwickelt, wenn der Fruchtknoten sich zu strecken beginnt. Bei *Cucumis sativus* wird das Nektarium, das später das Androeum, bezw. Gynaeum umgibt, schon ausgebildet, bevor sich diese Organe entwickelt haben. Bei *Capparis spinosa* fand ich eine sehr frühe Differenzierung, aber erst eine späte Entwicklung des Nektariums. *Acacia ephedroides* hingegen zeigte erst eine Anlage des Nektariums, als die Palisaden schon ganz normal ausgebildet waren. Von *Prunus avium* gibt Reinke<sup>2)</sup> an: „Die Entstehung dieser Drüsen oder Nektarien ist eine verhältnismäßig späte. In der geschlossenen Knospe, vor der Streckung des Petiolus, ist keine Spur davon sichtbar.“

<sup>1)</sup> l. c. p. 69.

<sup>2)</sup> l. c. p. 271.

<sup>3)</sup> l. c. p. 127.

Endlich habe ich noch die Ausbildung von Nektariumscheiden zu erwähnen. In der Literatur finde ich darüber Angaben bei Morini, Correns, Schwendt und Elsler. Neu wurde von mir eine solche Scheide bei *Marcgravia dubia* nachgewiesen. So klar die anatomischen Verhältnisse liegen, so sehr gehen die Ansichten der verschiedenen Autoren über die Bedeutung solcher Scheiden auseinander. Morini<sup>1)</sup> schreibt ihnen eine stützende Funktion zu: „Questi elementi (cellule prismatiche) poggiano sopra uno strato di cellule, bene differenziate onde adempino alla funzione di sostegno.“ Auch Correns<sup>2)</sup> hält sie für mechanische Elemente: „Hört die Sekretion . . . nicht auf, so könnte man der Schutzscheide des Nektariums höchstens eine mechanische Bedeutung zuschreiben.“ Diese Annahme scheint mir aber durchaus nicht gerechtfertigt zu sein, da andere, oft größere Nektarien einer solchen Stütze nicht bedürfen. Daß die Sekretion wirklich nach Ausbildung der Schutzscheide vor sich geht, beweist Elsler<sup>3)</sup> für *Diospyros discolor*: „Die verkorkte Zellscheide tritt sehr frühzeitig, noch bevor das Nektarium mit der Sekretion nach außen beginnt, auf.“ Nach Schwendts<sup>4)</sup> Ansicht sind die Membranen an der Basis der Trichome verkorkt, um nach beendigter Sekretion einen „Abschluß nach außen zu erzielen“. Aber ebenso wenig haltbar wie diese scheint mir die von ihm gegebene Erklärung über verholzte Scheiden zu sein:<sup>5)</sup> „Es mag sein, daß die Aufgabe dieser Scheide die einer Druckgrenze im Sinne von de Vries ist, da höchstwahrscheinlich während der Sekretion durch das gestörte osmotische Gleichgewicht zeitweise große Druckdifferenzen zwischen dem Drüsengewebe und dem Nachbargewebe herrschen.“

Sollte die Scheide wirklich als Druckgrenze eine Bedeutung haben, so müßte sie für Kohlehydrate in Lösung fast impermeabel sein, und somit müßte das Reservematerial im Nektarium selbst gespeichert werden, da die Scheide schon vor der Sekretion angelegt wird. Eine solche Speicherung konnte ich aber z. B. bei *Acacia ephedroides* nicht konstatieren. Nur direkt unterhalb der Scheide fand ich bei *Clerodendron fragrans* (verkorkt!) eine Speicherung von Reservestärke. Daß diese Stärke wirklich verbraucht wird, zeigen die älteren Stadien.

Im Gegensatz zu diesen Ansichten möchte ich versuchen, die Scheide — wenigstens die verkorkte — als einen Regulierapparat für die Intensität der Sekretion aufzufassen. Denn ohne Zweifel ist eine kutikularisierte oder verholzte Zellschicht viel schwerer für Kohlehydrate durchlässig als eine unverdickte. Auf diese Weise würde einer zu schnellen Abnahme der Speicherstärke vorgebeugt werden und gleichzeitig damit einem allzugroßen Verbrauch an Nährsubstanzen. Für diese Auffassung spricht auch der Umstand, daß meines Wissens solche Nektariumscheiden nur

<sup>1)</sup> l. c. p. 353.

<sup>2)</sup> l. c. p. 661.

<sup>3)</sup> l. c. p. 1588.

<sup>4)</sup> l. c. p. 273.

<sup>5)</sup> l. c. p. 274.



bei extrafloralen Nektarien beobachtet sind. Da die meisten floralen Nektarien nur kurze Zeit sezernieren, ist ein derartiger Regulierapparat natürlich überflüssig. Ausgewachsene Blätter von *Clerodendron*, die ich schon Mitte Februar sezernierend fand, enthielten im Juni noch Nektartröpfchen auf der Unterseite der Blätter. Daß die Nektariumscheiden wirklich am Stoffwechsel beteiligt sind, beweisen einerseits der Inhalt dieser Zellen („dichtes Plasma, Chloroplasten“ nach Schwendt<sup>1)</sup>), andererseits die von mir angegebene Abnahme resp. Zunahme des Gerbstoffs in diesen Scheiden bei *Clerodendron* und *Momordica*.

Neu entdeckt wurden von mir die Septalnektarien von *Butomus umbellatus* und die Nektarien am Perigongrunde bei *Alstroemeria amantiaea*, ferner bei *Tulipa silvestris*.

## II. Teil: Inhaltsstoffe.

Daß reichlich Metaplasma (nach Hanstein) und große Zellkerne in den Nektarien, besonders in den floralen, stets vorhanden sind, ergibt sich schon aus den Untersuchungen zahlreicher Forscher. Auch haben die meisten von ihnen schon auf eine Reduktion des Chlorophylls hingewiesen. Auch meine zahlreichen Objekte bestätigen vollkommen diese Angaben. Entweder fehlte das Chlorophyll im Nekt. ganz, oder es war zum mindesten stark reduziert. Eine Ausnahmestellung nahm nur *Gentiana brevidens* ein, wo ich direkt eine Chlorophyll-Zunahme konstatieren konnte. Dieses Objekt nimmt auch in der Gerbstoff- und Stärkelagerung eine besondere Stellung ein (s. u.).

### Gerbstoff.

Im allgemeinen sind die Gerbstoffverhältnisse in Lagerung und Form sehr verschieden. Ein Unterschied zwischen floralen und extrafloralen Nektarien besteht auch in dieser Beziehung nicht. Schon Schwendt<sup>1)</sup> sind die Gerbstoffmengen in extrafloralen Nektarien bei seinen anatomischen Untersuchungen aufgefallen: Es „sind die extrafloralen Nektarien oft so enorm reich an Gerbstoff, daß dieser schon auf den ersten Blick die Drüse erkennen läßt, wenn man ihn irgendwie ausfällt. Teilweise ist das Drüsengewebe so vollgepfropft mit Gerbstoffen, daß man nicht umhin kann, diesen Körpern, die die sog. Gerbstoffreaktion geben, irgend eine Beziehung zu dem gebildeten Zucker zuzuschreiben.“

Nach meinen wenigen entwicklungsgeschichtlich untersuchten Objekten ergibt sich schon, daß Gerbstoff erst nach der Differenzierung des Nektariums auftritt, aber sehr bald am Anfang der weiteren Entwicklung rasch zunimmt, z. B. bei *Acacia ephedroides* und *Maregravia dubia*. Das Maximum liegt sehr früh. In vielen Fällen war zwar eine geringe Abnahme kurz vor der Sekretion zu konstatieren, in manchen Fällen blieb aber der Gerbstoff konstant, bezw. nahm bis zur Sekretion zu. An einigen Objekten (*Gossypium* usw.) war im Alter lange nach der Sekretion wieder

<sup>1)</sup> l. c. p. 274.

eine Zunahme erfolgt, die allerdings den Grad der Konzentration wie im jungen Stadium nicht erreichte.

Ob und wie weit der Gerbstoff wieder in den Stoffwechsel einbezogen wird, darüber zu urteilen, ist mir unmöglich, zumal ich auch meist nur sezernierende Objekte untersuchte. Im folgenden mögen die Ergebnisse zusammengestellt sein:

1. Sämtliche untersuchten extrafloralen Nektarien zeigen eine Gerbstoffzunahme gegenüber ihrem Grundgewebe, ferner sämtliche Papillen mit Ausnahme von *Hedychium maximum*, außerdem: *Euphorbia splendens*, *Crambe grandiflora*, *Linum flarum*, *Orobanche speciosa*, *Nicotiana glauca*, *Gloxinia hybrida*, *Codonopsis ovata*, *Campanula Vidalii*, *Kniphofia hybrida*, *Lilium candidum*, *Colchicum speciosum*.

2. Es entspricht einer Gerbstoffzunahme in der sezernierenden Epidermis auch eine Zunahme im Nektariumgewebe gegenüber der normalen Epidermis, resp. dem Grundparenchym. Bei *Campanula Vidalii*, *Codonopsis ovata* und *Althaea sulphurea*, bei denen nur die sezernierende Epidermis eine Zunahme aufzuweisen hat, war allerdings auch das Grundparenchym g.-frei.

3. Daß nur die sezernierenden Epidermiszellen gerbstofffrei blieben, konnte ich nur bei *Borrage officinalis* feststellen, doch war er auch hier in jungen Stadien vorhanden.

4. Gerbstoff fehlt vollkommen im Grundgewebe und im Nektarium bei *Cucumis sativus*, *Cucurbita Pepo*, *Bougainvillea glabra*, *Gentiana brevidens*, *Iris hybrida*, ferner bei sämtlichen untersuchten *Liliaceae* mit Septalnektarien (mit Ausnahme von *Kniphofia hybrida*).

5. Eine Gerbstoffabnahme gegenüber der Umgebung findet sich bei *Ranunculus Kerneri*, *Aquilegia Skinneri*, *Capparis spinosa*, *Tropaeolum majus*, ferner bei den *Liliaceae* und *Amaryllidaceae* mit dem Nektarium am Perigon: *Lilium Martagon*, *Fritillaria imperialis*, *Tulipa silvestris*, *Alstroemeria aurantiaca*. Auch sämtliche untersuchten *Iridaceae* mit Septalnektarien zeigen im Nektarium keinen Gerbstoff. Außerdem war in den epigynen Drüsen von *Hedychium maximum* (*Zingiberaceae*) eine Abnahme zu konstatieren.

6. Die erste Gerbstoffablagerung scheint im Grundgewebe des Nektariums stattzufinden, erst später in den sezernierenden Epidermiszellen, z. B. bei *Viburnum americanum*, *Fritillaria imperialis*. *Acacia ephedroides* zeigte die erste Gerbstoffablagerung an den äußeren Partien der Vorwölbung, desgl. *Acacia lophantha* und *Maregravia dubia*.

7. Eine Abnahme nach dem Maximum ist zu konstatieren bei *Acacia ephedroides*, *A. lophantha* (!), *A. cornigera*, *Clerodendron fragrans*, *Borrage officinalis*, *Gossypium indicum*, *Maregravia dubia*, *Pithecolobium saman*, *Orobanche speciosa*, *Symphoricarpos racemosus*, *Linum flarum*, ferner bei *Althaea sulphurea* und *Colchicum speciosum*.

Eine Zunahme (bezw. Konstanz) des Gerbstoffs in älteren Stadien bei: *Ricinus communis*, *Banisteria chrysophylla*, *Mo-*

*mordica cochinchinensis*, *Prunus armeniaca*, *Nicotiana Sanderae*, *Kniphofia hybrida*, *Crocus dalmaticus*, *Viburnum americanum*.

8. Gerbstoff in den Papillen (von *Gossypium*, *Ligustrum*, *Symphoricarpos* und *Silene*): In den Papillen großtropfiger Gerbstoff, im Alter in farbloser, in der Jugend in diffus gefärbter Grundsubstanz. Das Grundgewebe enthält diffusen Gerbstoff, die Basalzelle ist im Alter fast gerbstofffrei.

9. Gerbstoff in den Nektariumscheiden:

*Acacia ephedroides*: Stets farblos,

*Mar gravia dubia*: Stets farblos,

*Momordica cochinchinensis*: Im Frühjahr farblos; im Herbst wenig diffuser Gerbstoff.

*Clerodendron fragrans*: Gerbstoff in der Endodermis: Großtropfig, diffus, in der Parenchymscheide: Desgl., rötlichbraun.

In der Jugend ist der Gerbstoff dunkler gefärbt, diffus mit einzelnen Tropfen.

Die drei ersten Objekte besitzen eine verholzte, das letzte eine verkorkte Endodermis.

10. Ein Zusammenhang zwischen der Sekretionsart und der Form des Gerbstoffniederschlags im Nektarium scheint nicht zu bestehen. In den meisten Fällen ist er in den sezernierenden Epidermiszellen tropfig, im Nektariumparenchym gleich oft tropfig oder homogen.

11. In der Jugend zeigt der Gerbstoff meist dieselbe Form wie im Alter, oft allerdings erst homogen und später tropfig werdend. Die Farbe ist in der Jugend meist etwas intensiver.

12. Ebenso wie die anatomischen Verhältnisse (z. B. *Ranunculaceae*) in den einzelnen Familien und (z. B. *Campanulinæ*) Ordnungen wechseln, so wenig konstant sind auch die Inhaltsstoffe. So findet sich z. B. bei *Cucurbita* und *Cucumis* kein Gerbstoff, während bei *Campanula* und *Codonopsis* wenig in der Endodermis vorhanden ist.

#### Stärke:

Ebenso wie der Gerbstoff zeigt auch die Stärke verschiedene Lagerungsverhältnisse. Entweder tritt sie im Nektarium wie im umgebenden Gewebe normal auf, oder sie wird als Speicherstärke abgelagert, um zur Zeit der Sekretion verbraucht zu werden. Auch der Ort der Speicherung ist nicht immer derselbe. Jedoch ist die Menge der gespeicherten Stärke keineswegs ein Maß für die Intensität der Sekretion. Daß z. B. die extrafloralen Nektarien keine, oder, z. B. *Prunus*, wenig Stärke speichern, scheint mir vom Organismus beabsichtigt zu sein. Speicherstärke, selbst in einer Menge, wie wir sie bei *Cucumis* etc. finden, würde nur für eine verhältnismäßig kurze Sekretionszeit ausreichen. Da die extrafloralen Nektarien aber meist eine längere Zeit sezernieren, ist es praktischer, das Sekretionsmaterial dem Nektarium direkt durch Gefäße zuzuführen. Am häufigsten ist bei floralen Nektarien der Fall zu beobachten, daß ein Teil des ausgeschiedenen Zuckers aus Reservestärke gebildet wird, daß aber gleichzeitig ein Gefäß-



bündelzweig zum Nektarium führt, der so die Sekretion unterstützt. Meist ist das Nektarium stärkefrei, und das Grundparenchym wird zur Stärkelagerung verwandt, oft allerdings auch umgekehrt. Diese Verhältnisse sind nicht einmal für die einzelnen Familien konstant; z. B. wird bei *Cucumis sativus* reichlich Stärke im Nektarium gespeichert, während bei *Cucurbita Pepo* das darunter liegende Parenchym der Ort der Stärke-Speicherung ist. Im einzelnen liegen die Verhältnisse folgendermaßen:

1. Die sezernierende Epidermis ist zur Zeit der Sekretion in den meisten Fällen ganz stärkefrei. Selten sind sehr geringe Mengen in ihr enthalten. Viel Stärke fand ich in der sezernierenden Epidermis von *Alstroemeria aurantiaca* (im Nektariumparenchym wenig) und bei *Nicotiana Sanderæ* mittelviel (im Nektariumparenchym sehr viel). Im jungen Stadium wird oft auch in der sezernierenden Epidermis Stärke gespeichert, doch weniger als im Nektariumparenchym; diese verschwindet aber bei Beginn der Sekretion zuerst, entweder ganz, oder es bleiben, wie erwähnt, Spuren übrig. *Stanhopea insignis*, die nur Stärke in ihren „Fütterwarzen“ speichert, diese aber nicht in Zucker umwandelt, zeigt keinen Unterschied zwischen der Epidermis und dem Speichergewebe. Die geringere Stärkespeicherung in der sezernierenden Epidermis scheint also durch die Sekretion bedingt zu sein!

2. Auch die Epidermis des normalen Gewebes ist meist stärkefrei. Ist Stärke vorhanden, so findet sie sich hier meist reichlicher als in der sezernierenden Epidermis.

3. In den meisten Fällen ist sogar das Nektariumparenchym stärkefrei zur Zeit der Sekretion. Es bleibt stets stärkefrei bei allen extrafloralen Nektarien mit Ausnahme der Prunus-Arten, bei *Borrage officinalis* und *Ranunculus Keruerei* (Bei extrafloralen Nektarien, die von Papillen gebildet werden, fand sich in jungen Stadien unterhalb dieser wenig Stärke, doch ist dieses Gewebe nicht als typisches Nektariumgewebe zu betrachten.)

4. Das Grundparenchym direkt unterhalb des Nektariums ist hauptsächlich der Ort der Stärkespeicherung. Oft ist die Grenze zwischen Nektarium und Grundparenchym schon durch die Stärkelagerung kenntlich, z. B. bei *Fritillaria imperialis*, *Capparis spinosa*, *Linum flavum*, *Nicotiana Sanderæ*.

5. Die Speicherung bzw. Abnahme der Reservestärke erfolgt auch bei den einzelnen Pflanzen in verschiedener Reihenfolge:

Die erste Ablagerung erfolgt bei *Orobancha speciosa*, *Nicotiana Sanderæ* und *Lilium Martagon* innen im Gewebe, allmählich nach außen fortschreitend; umgekehrt bei: *Kniphofia hybrida* (erst in der Fruchtknotenwand, dann an den Seiten des Nektariums) und bei *Fritillaria imperialis* (?). Bei *Capparis* wird die Stärke zuerst an der unteren, zuletzt an der oberen Grenze abgelagert.

Auch über den Ort der ersten Ablagerung scheint keine Übereinstimmung zu herrschen. Der Ort der ersten Abnahme ist auch der Ort der ersten Ablagerung bei: *Lilium Martagon*, *Capparis spinosa*. Doch herrschen im allgemeinen umgekehrte Ver-



hältnisse vor, so bei: *Orobancha speciosa*, *Nicotiana Sanderae*, *Kniphofia hybrida*, *Fritillaria imperialis*.

Außerdem konnte ich eine Abnahme von innen nach außen konstatieren bei *Cucumis sativus*, *Crocus dalmaticus*, *Passiflora coerulea*, umgekehrt sollen nach Behrens die Verhältnisse für *Tropaeolum majus* liegen. Somit zeigen also 6 Objekte (*Cucumis*, *Passiflora*, *Kniphofia*, *Lilium*, *Fritillaria*, *Crocus*) eine Abnahme von innen nach außen, umgekehrt zeigen 3 Objekte eine Abnahme von außen nach innen (*Nicotiana*, *Orobancha*, *Tropaeolum*). Ob hier wirklich, wie es bei diesen Objekten den Anschein hat, die Verhältnisse für die einzelnen Familien, ja sogar Ordnungen konstant sind, wird sich erst auf Grund eingehenderer Untersuchungen feststellen lassen.

6. Das Maximum der Stärkeablagerung liegt in den meisten Fällen direkt vor dem Aufblühen: z. B. bei *Cucumis sativus*, *Gossypium indicum*, *Lilium Martagon*, *Sedum angulatum*, *Orobancha speciosa*, *Nicotiana Sanderae*, *Crocus dalmaticus*, *Colchicum speciosum*, *Fritillaria imperialis*, *Capparis spinosa*, *Stanhopea insignis*. Nur bei *Butomus umbellatus* und *Kniphofia hybrida* lag das Stärkemaximum schon etwas früher. Da aber verschiedene Septalnektarien schon im Knospenzustande zu sezernieren beginnen (nach Schniewind-Thies und Stadler<sup>1)</sup>: „... findet man nicht selten schon in älteren Blütenknospen einen Honigtropfen bei *Kniphofia aloides*“), kann man wohl allgemein sagen, daß das Stärkemaximum direkt vor Beginn der Sekretion liegt.

7. Die Nektariumscheiden waren stets stärkefrei.

8. Wird Stärke in größeren Mengen gespeichert, so ist sie meist grobkörnig, z. B. bei *Cucumis sativus*, *Nicotiana Sanderae*, *Capparis spinosa* etc.

Beziehungen zwischen Gerbstoff und Stärke:

Solche Beziehungen scheinen stets zu bestehen.

1. Ist das Nektarium reich an Gerbstoff, wie z. B. die extrafloralen Nektarien oder einige Papillen, so ist Stärke nur in sehr geringen Spuren (*Prunus*) vorhanden oder fehlt meist ganz. Eine Ausnahme scheint bei *Orobancha speciosa* zu bestehen: viel Gerbstoff — viel Stärke.

2. Doch gilt diese Beziehung, die zwischen den ganzen Geweben besteht, auch für die einzelnen Zellen (und dann auch für *Orobancha*). Zellen, die viel Gerbstoff führen, enthalten keine oder nur wenig Stärke; oft bestehen auch umgekehrte Verhältnisse, z. B. *Cucumis*.

3. Allerdings können beide gleichzeitig fehlen, z. B. bei *Gentiana brevidens* (übrigens das einzige derartige Objekt von den untersuchten Dicotylen) und bei verschiedenen Septalnektarien wie *Allium nutans*, *Ornithogalum pyrenaicum*, *Yucca angustifolia*. Bei *Tulipa silvestris* und *Ranunculus Kernerii* fehlen beide nur im Nektarium. Ob sie hier in jüngeren Stadien aber auch fehlen, ist nicht festgestellt.

<sup>1)</sup> l. c. p. 2.

4. Gerbstoffidioblasten scheinen stets stärkefrei zu sein.

5. Bei *Gossypium indicum*, *Colchicum speciosum*, *Orobancha speciosa*, *Nicotiana Sanderae* tritt erst das Gerbstoffmaximum, dann das Stärkemaximum auf; umgekehrt ist die Reihenfolge bei *Pithecolobium Saman*, *Kuiphofia hybrida*, *Fritillaria imperialis*. Auch hier können erst eingehendere Untersuchungen zeigen, wie weit sich die Organisation der Blüte der ganzen Pflanze untergeordnet hat. Morphologisch ist die Blüte doch nur als ein stark metamorphosierter Sproß aufzufassen, müßte also auch die Organisationsverhältnisse eines Sprosses — wenigstens in den Hauptzügen zeigen. Dann hätten wir nach den Untersuchungen von Berthold<sup>1)</sup> in der Blüte erst ein Stärke-, dann ein Gerbstoffmaximum zu erwarten. Da aber die Blüte sehr häufig Speicherstärke anlegt, müßten wir folgende Reihenfolge konstatieren können: Stärke — Gerbstoff — [Gerbstoff] — Stärke. Von obigen Beispielen können hierfür auch wohl nur *Orobancha*, *Nicotiana*, *Colchicum*, *Kuiphofia* in Betracht gezogen werden, weil hier Stärke und Gerbstoff beide im Speichergewebe selbst vorkommen. *Kuiphofia* hatte aber keine sicheren „Gerbstoffreaktionen“ gegeben, wie in den Einzeluntersuchungen näher ausgeführt ist. Die drei übrigen Objekte zeigen erst ein Gerbstoff-, dann ein Stärkemaximum. Wenn ich auch glauben möchte, daß diese Folge die Regel sein wird, so ist doch auf Grund dieser wenigen entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen kein sicheres Urteil möglich.

#### Calciumoxalat.

In der Umgebung der Nektarien resp. in ihnen selbst fand ich die meisten überhaupt vorkommenden Kristallformen des Ca-Oxalats: Drusen, Kristallsand, Raphiden und Einzelkristalle. Drusen waren bei weitem am häufigsten. Raphiden fanden sich bei allen Septal-Nektarien, die überhaupt Kristalle führen, mit Ausnahme von *Gladiolus*. Dieses war das einzige Objekt, bei dem ich lange Einzelkristalle fand. Einzelkristalle in Form von Oktaëdern zeigten sehr schön die *Acacia*-Arten. Kristallsand war nur bei *Sambucus ceculus* und *Sedum unguiculatum* zu konstatieren. Kombinationen von verschiedenen Kristallformen in einer Pflanze habe ich nie beobachten können.

Im allgemeinen stimmt das Vorkommen genannter Formen mit den Beispielen von Haberlandt<sup>2)</sup> überein.

Eine Schutzfunktion im Sinne Stahls möchte ich den Kristallen nicht zusprechen, höchstens den Raphiden in der Fruchtknotenwand der Monocotylen. Denn während sie hier in den für die Pflanze entbehrlichsten Stellen abgelagert sind, finden sie sich z. B. bei *Banisteria chrysophylla* nur im Nektarium, einem keineswegs entbehrlichen Gewebe. In den meisten Fällen wird es sich um ein Exkret handeln, entstanden bei einem intensiven, be-

<sup>1)</sup> l. c. II. 1. p. 147.

<sup>2)</sup> l. c. p. 479—480.

sonders lokalisierten Stoffwechsel. Über die Art der Entstehung der Kristalle kann ich mich ganz den Anschauungen Kohls<sup>1)</sup> anschließen, der annimmt, daß „der Kalk an Kohlehydrate gebunden“ ist. Das Calcium würde bei der Sekretion frei werden und mit der oft vorhandenen Oxalsäure in Verbindung treten. (Czapek<sup>2)</sup> gibt an: „Außer Zucker findet man im Nektar auch öfters Säuren, was schon Hoffmann beim Agavennektar fand.“)

Im einzelnen ergeben sich folgende Verhältnisse:

1. Die sezernierende Epidermis ist stets kristallfrei.  
2. Im Nektarium ist nur selten Calciumoxalat abgelagert. Spärlich ist es bei *Marcgravia dubia* vorhanden, sehr reichlich bei *Banisteria chrysophylla*. In beiden Objekten fehlt es in der Umgebung des Nektariums. Außerdem kommen noch sehr wenig Kristalle in dem floralen Nektarium von *Passiflora coerulea* vor

3. Am häufigsten findet sich eine Kristallagerung direkt unterhalb des Nektariums und dann meist reichlicher als im übrigen Grundgewebe, so bei *Acacia*-Arten, *Prunus*-Arten, *Ricinus communis*, *Gossypium indicum*, *Passiflora coerulea* (floral und extrafloral), *Symphoricarpos racemosus*, *Althaea sulphurea* (!).

4. Kristalle im Grundgewebe, scheinbar ohne Beziehung zum Nektarium, bei *Sambucus ebulus*, *Sedum angulatum* (beide Objekte mit Kristallsand), ferner bei *Viburnum americanum*, *Bougainvillea glabra*.

5. Auffallend ist, daß im Nektarium und in dessen nächster Umgebung, abgesehen von *Marcgravia*, nur Drusen vorkommen.

Auf andere Inhaltsstoffe habe ich bei meinen Untersuchungen keine Rücksicht genommen; nur selten finden sich im Text Angaben darüber. Auch möchte ich einige auffällige Färbungen nicht unerwähnt lassen, Einzelheiten darüber finden sich ebenfalls im Text. Sie fanden sich bei folgenden Objekten: *Acacia longifolia*, *Banisteria chrysophylla*, *Gloxinia hybrida*, *Campanula Vidalii*, *Crambe grandiflora*, *Euphorbia splendens*, *Alstroemeria aurantiaca* und *Allium nutans*.

---

Die vorliegende Arbeit war Ende des Sommer-Semesters 1914 bei der Philosophischen Fakultät der Universität Göttingen als Dissertation eingereicht und angenommen worden. Bei Ausbruch des Krieges trat der Verfasser, bevor er das mündliche Examen hatte ablegen können, als Kriegsfreiwilliger in das Heer ein; er starb den Heldentod am Morgen des 10. November 1914 bei der Erstürmung feindlicher Schützengräben bei Merckem in Flandern.

Berthold.

<sup>1)</sup> l. c. p. 57 ff.

<sup>2)</sup> l. c. p. 503.

# Beobachtungen an isolierten Palisaden- und Schwammparenchymzellen.

Von

W. Bobilioff-Preisser, Zürich.

Mit Tafel VI und VII.

## Einleitung.

Das Leben eines Gesamtorganismus wird bekanntlich als Summe des Lebens der ihn zusammensetzenden Zellen betrachtet. Die Folge davon ist, daß jeder Zelle des Organismus eine gewisse Selbständigkeit zugeschrieben werden kann. Und, je nachdem, wie weit die einzelne Zelle den Funktionen des Organismus angepaßt ist, kann diese Selbständigkeit stärker oder schwächer zum Ausdruck kommen. Die Einstellung der einzelnen Zelle auf die Funktionen des Gesamtorganismus wird in erster Linie durch eine Vereinigung des Protoplasmas mittels Plasmaverbindungen bewirkt. Um die Grenzen der Selbständigkeit der einzelnen Zelle genauer definieren zu können, ist es notwendig, das Verhalten von Zellen zu studieren, die unabhängig vom ganzen Organismus kultiviert werden. Einer solchen Isolation der einzelnen Zellen steht prinzipiell nichts im Wege. Der praktischen Ausführung stellen sich jedoch mannigfache Hindernisse entgegen. An tierischen Geweben sind solche Versuche bereits mit positiven Resultaten ausgeführt worden, und durch Anwendung verfeinerter experimenteller Methoden ist es gelungen, die Teilung und das Wachstum von Zellen nachzuweisen, die aus tierischen Geweben isoliert worden waren. Um so erstaunlicher ist es, daß bei pflanzlichen Zellen, deren Isolation aus den Geweben ohne Schwierigkeiten gelingt, die Resultate bis jetzt sehr bescheiden waren, wie aus der Arbeit von Haberlandt hervorgeht.<sup>(1)</sup><sup>1)</sup> Er hat Versuche an isolier-

<sup>1)</sup> In einem Referat über die Arbeit von Haberlandt teilt Winkler kurz mit (Bot. Ztg. 60. 1902. p. 262), daß es ihm gelungen ist, an isolierten Wurzelparenchymzellen von *Vicia Faba* einige Teilungen zu beobachten. Er sagt dabei, daß die ausführliche Beschreibung der Versuche, einschließlich der von ihm für das Isolieren der Zellen angewandten Methode, später erscheinen wird. Das ist aber bis jetzt noch nicht geschehen.



ten Zellen aus dem Palisaden- und Schwammparenchym der Blätter von Angiospermen angestellt und auch chlorophyllfreie Haare mehrerer Pflanzen in den Kreis seiner Studien gezogen. Haberlandt konstatiert, daß solche Zellen in geeigneten Nährlösungen verhältnismäßig lange Zeit, etwa 1 Monat, lebend erhalten bleiben, zur Stärkebildung befähigt sind, gleichmäßig nach allen Richtungen etwas wachsen können, und daß die Zellen im Stande sind, ihre Membran zu verdicken. Dagegen gelang es ihm nicht, an den isolierten Zellen Teilungen hervorzurufen, und E. Küster (2) äußert sich in seiner Kieler Antrittsvorlesung über die von Haberlandt ausgeführten Versuche in folgender Weise: „Wenn Haberlandt nur bescheidenes Wachstum und niemals Teilung an isolierten Zellen beobachten konnte, so geht daraus nur hervor, daß die in seinem Experiment den Zellen gebotenen Bedingungen nicht den im Gewebe verwirklichten entsprechen. Es steht zu hoffen, daß künftige Untersuchungen noch glücklichere Ergebnisse zeitigen werden.“ Ähnlich lauten andere, zahlreiche, von verschiedenen Seiten ausgesprochene Äußerungen über die von Haberlandt angestellten Untersuchungen. Bei solchen Versuchen muß man das Folgende anstreben: 1. Den isolierten Zellen Bedingungen zu geben, die denen in dem ursprünglichen pflanzlichen Verbande möglichst entsprechen. 2. Verletzungen bei der Isolation nach Möglichkeit zu vermeiden zu suchen. Das sind beides ideale Forderungen, und in der Tat ist es nur möglich, sie zum geringsten Teil zu verwirklichen. Das erste suchte ich durch die von mir angewandte Methode zu erreichen, das zweite läßt sich dadurch erreichen, daß man solche Objekte zu den Versuchen auswählt, in denen die Zellen in möglichst lockerem Verbande sich befinden und infolgedessen keine allzugewaltigen Eingriffe beim Isolieren nötig machen. Man darf aber nicht vergessen, daß die Resultate in erster Linie durch die latenten Eigenschaften der Zellen bedingt sind. Wenn man infolgedessen Zellteilung beobachten will, so wird das am ehesten an solchen Zellen zu erreichen sein, die auch unter normalen Bedingungen in ihrer ursprünglichen Lage in den Geweben, denen sie angehören, zur Teilung befähigt sind. Solche Zellen findet man in den embryonalen Geweben. Ihre Isolation ist mit Schwierigkeiten verbunden, da sie in dem Verbande dieser embryonalen Gewebe dicht aneinander gelagert sind. Außerdem sind auch die Zellen aus besonders gut regenerationsfähigen Pflanzenorganen geeignete Objekte, aber in diesem letzteren Falle kommen nur wenige Pflanzen in Betracht.<sup>1)</sup> Arbeitet man mit Zellen aus ausgewachsenen Organen, und gibt man ihnen die im Verbande herrschenden Bedingungen, so ist Zellteilung von vorne herein nicht zu erwarten, es herrschen aber in den isolierten Zellen immer abnormale Bedingungen, schon aus dem einfachen Grunde, weil die korrelative Wirkung der benachbarten Zellen kaum zu ersetzen ist; das letztere ist auch nicht notwendig, wenn man die Zelle als solche, als

<sup>1)</sup> Versuche mit solchen Pflanzen habe ich bereits begonnen.

Elementarorganismus, betrachten will; man muß deshalb nach einer Methode streben, bei welcher die der Zelle gegebenen Bedingungen von denen im pflanzlichen Gewebe nicht allzuweit entfernt sind, und bei welcher man in der Lage ist, bestimmte äußere Reize einwirken zu lassen. Es ist zu vermuten, daß bei ausgewachsenen Zellen Teilungen am ehesten durch Reize herbeigeführt werden können. Auch das Wachstum der Zellen, das Haberlandt und ich beobachtet haben, ist meines Erachtens fast ausschließlich auf Reizwirkungen zurückzuführen. Bei manchen Pflanzen gelingt es durch Einführung von bestimmten chemischen Stoffen in das Substrat, das Auftreten von Wachstum an den isolierten Zellen zu beobachten, bei anderen Pflanzen dagegen tritt Wachstum an den isolierten Zellen auf, ohne daß irgendwelche bestimmte chemische Stoffe beteiligt sind. Infolgedessen ist im ersten Falle eine Wirkung von chemischen Reizen anzunehmen, im letzteren ist die Reizwirkung infolge Verletzung, welche bei jeder Isolation unvermeidlich ist, nicht ausgeschlossen. Das alles schließt auch nicht die Möglichkeit aus, daß bei den isolierten Zellen die hemmenden Faktoren, welche in den Geweben wirksam sind und ein weiteres Wachstum der im Verbande befindlichen Zellen verhindern, ausgeschaltet werden. Daß bei isolierten Zellen infolge der Ausschaltung von Hemmungen Wachstum auftritt, ist von Haberlandt angenommen worden. Im Allgemeinen haben solche Erwägungen nur hypothetischen Wert, und deshalb ist man vorläufig darauf angewiesen, einfach die Tatsachen zu konstatieren, welche sich bei der experimentellen Erforschung ergeben. Jene inneren Veränderungen der isolierten Zellen hingegen, welche in den unter normalen Bedingungen lebenden Zellen nicht vorkommen, sind einer Reizwirkung zuzuschreiben. Diese Reizwirkung braucht hier nicht immer ausschließlich chemischer Natur zu sein, sondern kann auch auf dem durch die Verletzung hervorgebrachten Reiz beruhen. Solche Veränderungen innerhalb der Zellen infolge von Verletzung sind genügend bekannt, z. B. Lageveränderung des Kernes und Plasmabewegung nach Taubl (3), Kretzschmar (4) und anderen mehr.

Die Ursachen, die die Form der Zelle im Verbande bewirken, sind nur zum Teil bekannt; in erster Linie üben die Nachbarzellen einen gewissen Einfluß aus; schon aus diesem Grunde ist bei den isolierten Zellen eine Formveränderung zu erwarten. Diese tritt auch tatsächlich ein. An der Formveränderung wirken aber auch die folgenden Ursachen in hohem Grade mit: 1. Turgorschwankungen, welche durch die abnormalen Bedingungen auftreten, 2. die Spannungsänderung der einzelnen Zelle. Diese Formveränderung ist in der ersten Zeit nach der Isolation besonders klar, und kann bei den unregelmäßigen Schwammparenchymzellen außerordentlich deutlich wahrgenommen werden.

Die Formveränderung der Zellen kann auch durch Wachstum bedingt werden; dieses stellt sich auch öfters ein und kann zweierlei Natur sein, entweder erfolgt eine gleichmäßige Zunahme

der Größe der Zelle nach allen Richtungen, oder es werden an der Zelle lokale Fortsätze gebildet. Zellteilung konnte ich nie einwandsfrei beobachten.

Über das Leben der isolierten Zellen kann man sich nur dadurch Gewißheit verschaffen, daß man die Veränderungen ihrer Bestandteile beobachtet und nach Möglichkeit analysiert. Also die Veränderungen von Plasma, Kern, Chromatophoren und Membran. Von diesen Gesichtspunkten ist auch Haberlandt bei seinen Untersuchungen isolierter Zellen ausgegangen. Auf diese Weise kann man nämlich aus der Summe der beobachteten inneren Vorgänge bis zu einem gewissen Grade zu einem Schlusse über den Zustand der ganzen Zelle gelangen. Eine solche Betrachtung erscheint auch noch aus dem Grunde angebracht, weil den einzelnen Zellbestandteilen eine gewisse Selbständigkeit zugeschrieben wird; einige Forscher haben sogar die Vermutung ausgesprochen, daß die pflanzliche Zelle als ein symbiontisches Verhältnis ihrer Bestandteile anzusprechen ist (5, 6, 7, 8, 9).

### I. Methodisches.

Die von mir ausgeführten Beobachtungen beschränken sich auf Zellen von ausgewachsenen oder im Wachstum begriffenen Laubblättern mehrerer Angiospermen. Die Zellen aus ganz jungen Blättern sind, weil zu zart, zu den Versuchen nicht geeignet; sie leiden auch sehr stark bei der Isolation, und ihre Existenz im isolierten Zustande ist von beschränkter Dauer; einige Stunden nach dem Isolieren tritt bei ihnen meist Plasmolyse ein. Die Zahl der Pflanzen, aus deren Blättern die Palisaden- und Schwamm-parenchymzellen sich isolieren lassen, ist beträchtlich; bei weitem aber die größte Zahl der Pflanzen ist für solche Versuche ungeeignet, da die Zellen beim Übertragen auf das künstliche Substrat in mehr oder weniger kurzer Zeit zu Grunde gehen. Einige Pflanzen, mit welchen ich Versuche ausgeführt habe, seien erwähnt: *Helianthus*arten, *Rosa*arten, *Convolvulus arvensis*, *C. sepium* und *Antirrhinum majus*. Es sind aber bei meinen Untersuchungen die Hauptresultate mit 2 Pflanzen erreicht worden, nämlich mit *Thunbergia alata* und *Viola lutea* var. *grandiflora*. Ich werde bei den nachfolgenden Beschreibungen die beiden Pflanzen nur mit den Gattungsnamen bezeichnen. Die Zellen von *Viola* lassen sich zwar nur verhältnismäßig kurze Zeit im isolierten Zustande am Leben erhalten, nämlich bis 2 Monate, da aber bei ihnen die Kernverlagerung und auch die Plasmabewegung deutlich zu verfolgen sind, dienen diese als Hauptobjekte der Untersuchung. Die Pflanzen von *Viola* sind ausdauernd. Es sind im Verlaufe des Winters Versuche ausgeführt worden einerseits mit Zellen aus den Blättern der im Freien überwinternden Pflanzen, andererseits mit Zellen von Pflanzen, welche im Spätherbst (Anfang November) aus dem Garten ausgegraben worden waren und im Treibhaus Aufstellung gefunden hatten. Es konnten keine auffallenden Unterschiede beobachtet werden; das letztere Verfahren ist aber vorteilhafter, da man hier öfters Gelegenheit hat, den Kern wahr-



zunehmen. Bei *Viola tricolor* lassen sich die Assimilationszellen ebenfalls leicht isolieren, sind jedoch zu den Versuchen ungeeignet, da sie bald absterben. Das zeigt aufs Deutlichste, daß man der physiologischen Eigentümlichkeit der einzelnen Pflanzen Rechnung zu tragen hat, und daß trotz der Verwandtschaft für jede Art ganz bestimmte Verhältnisse maßgebend sind.

Die kleinen Palisadenzellen und die unregelmäßigen Schwammparenchymzellen von *Thunbergia* lassen sich noch bedeutend leichter als die Assimilationszellen von *Viola* isolieren. Zu den mit *Thunbergia* ausgeführten Versuchen sind die Zellen einerseits den Blättern solcher Pflanzen entnommen worden, die im Sommer im Freien wuchsen, anderseits stammten die Zellen aus Pflanzen, die im Herbst und Winter im Treibhaus gezogen worden sind. Bei der Isolation muß man stets darauf bedacht sein, jede Infektion aufs peinlichste zu vermeiden. Deshalb habe ich immer mit sorgfältig sterilisierten Geräten gearbeitet, und es sind auch ausschließlich sterilisierte Substrate zur Kultur verwendet worden. Infektion wirkt sehr störend, und es konnten manche Versuche, bei denen trotz aller Sorgfalt eine Infektion aufgetreten war, nicht zu einem befriedigenden Abschluß gebracht werden. Eine Infektion ist in manchen Fällen unvermeidlich, da dieselbe oft von den Blättern her stammt und auch von der Jahreszeit mit abhängig ist; so sind z. B. die Zellen, welche aus *Thunbergia*-pflanzen isoliert wurden, die im Sommer im Garten gewachsen waren, immer ausgiebig mit Schimmelpilzen infiziert; jene Zellen dagegen, die aus den Warmhauspflanzen isoliert waren, neigten bedeutend weniger zur Infektion.

Das Isolieren erfolgt in der Weise, daß man kleine Stücke der Blätter auf einem Objektträger in einem kleinen Tröpfchen Flüssigkeit mit Hilfe von zwei Nadeln zerznpt; dadurch fallen die Zellen aus ihrem lockeren Verbands heraus; oder man entfernt zuerst die Epidermis des Blattes und kratzt dann mit einer Nadel etwas von dem Assimilationsgewebe weg; diese Methode ist vorteilhafter, da man dadurch die Infektion leichter vermeiden kann. Die auf der Nadel befindlichen Zellen werden dann entweder direkt auf das feste Substrat aufgetragen, oder zuerst in den entsprechenden Nährlösungen verteilt. Auf dem festen Substrate, welches in dünner Schicht dem Deckgläschen auflag, habe ich die isolierten Zellen nach der Methode kultiviert, welche bei mykologischen Arbeiten stets Anwendung findet. Als Substrat diente Agar, welcher mit den entsprechenden mineralischen oder organischen Nährlösungen hergestellt war. Gelatine ist in diesen Fällen ungeeignet, da sie zwei Nachteile hat; einmal tritt bei ihr Infektion viel leichter ein, außerdem erleiden die auf sie aufgetragenen Zellen bald Schrumpfungen. Mit Hilfe einer Platinöse wurde der Agar auf dem Deckgläschen dünn ausgebreitet, und nach dem Erstarren, was in kurzer Zeit erfolgt, wurden die isolierten Zellen aufgetragen. Nachher wurde das Deckglas umgedreht, so daß die Agarschicht nach unten zu liegen kam, und auf einem Ring der feuchten Kammer aufgelegt. Das Auftragen der



isolierten Zellen erfolgt am besten mit Hilfe einer Lanzettadel; diese wurde in die Flüssigkeit, in welcher die Zellen verteilt waren, eingetaucht und nachher flach auf dem Agar hin und her gezogen. Die Flüssigkeit wird von der Agarschicht aufgesogen und die Zellen liegen dann trocken auf dem Agar. Man ist auch in der Lage, mikroskopisch zu kontrollieren, wann die Flüssigkeit durch den Agar aufgesogen wird. Wie oben erwähnt, kann man die Zellen auch, ohne sie vorher in der Flüssigkeit zu verteilen, direkt auf die Agarschicht auftragen; das kann auch noch auf die Weise geschehen, daß man kleine Stückchen der Blätter, von denen die Epidermis möglichst entfernt wurde, auf der Agarschicht hin und her streicht. Dadurch fallen die Zellen aus dem Verbaude heraus und verteilen sich auch auf der Agarschicht. Man muß dabei besonders Sorge tragen, daß die feuchte Kammer stets mit Wasserdampf gesättigt ist, denn die Eintrocknungsgefahr der isolierten Zellen ist sehr groß.

Durch diese Methode erzielt man für die isolierten Zellen folgende Bedingungen: sie liegen fest auf einer Unterlage; die Aufnahme der Nährstoffe kann nur aus dieser Unterlage erfolgen; der zur Atmung notwendige Sauerstoff und die zur Kohlensäure-assimilation notwendige Kohlensäure werden aus der in der feuchten Kammer befindlichen Luft bezogen; die Zellen befinden sich in einer mit Wasserdampf gesättigten Atmosphäre. Durch diese Kulturmethode werden den Zellen Bedingungen geboten, die den im natürlichen Verbaude herrschenden entschieden näher kommen, als jene, die man den Zellen bei der Kultur in Flüssigkeiten zu bieten vermag. Im letzteren Falle muß nämlich die Aufnahme der Nährstoffe, der Kohlensäure und des Sauerstoffes aus der umgebenden Flüssigkeit erfolgen. Eine Abnormität der hier herrschenden Bedingungen liegt auch noch darin, daß die Zellen einer festen Unterlage entbehren und deshalb durch gelegentliche Strömungen der Flüssigkeit, infolge unregelmäßiger Erwärmung, Erschütterung des Gefäßes etc., zu vielfacher Lageveränderung gezwungen sind. Durch die Kultur auf festem Substrat ist man in der Lage, den Verlauf der Veränderungen, welche an den Zellen sich abspielen, an einer und derselben Zelle einwandsfrei zu verfolgen und durch Abzeichnen in bestimmten Zeiträumen einen genaueren Einblick in die zeitliche Aufeinanderfolge der Veränderungen zu erhalten. Außerdem kann man den Zeitpunkt des Absterbens der Zelle relativ genau feststellen. Das alles ist natürlich bei der Kultur der Zellen in größeren Flüssigkeitsmengen ausgeschlossen. Die Kultur der Zellen im hängenden Tröpfchen empfiehlt sich nicht, denn, abgesehen davon, daß die Zellen sich in Flüssigkeit befinden, ist es auch bei aller Sorgfalt in der Herstellung und späteren Behandlung der Kulturen kaum möglich, dieselben mehr als wenige Wochen zu erhalten, da sie austrocknen. Trotzdem habe ich zum Vergleich auch Parallelkulturen von Zellen sowohl in größeren Flüssigkeitsmengen, als auch im hängenden Tröpfchen hergestellt. Die letztere Methode kam dann zur Anwendung, wenn säurehaltige Substrate verwendet

wurden, da der Agar durch diese leicht verflüssigt wird. Die Kulturen in größeren Flüssigkeitsmengen sind in Röhrchen von ca. 10 cm Inhalt angesetzt worden; diese wurden mit je ca. 3 cm Flüssigkeit gefüllt, sterilisiert und die betreffenden Zellen eingepflanzt. Aber nach meiner Erfahrung ist diese Methode auch noch aus dem Grunde nicht zu empfehlen, weil die Zellen nach kurzer Zeit dicht mit Bakterien bedeckt werden. Die in Flüssigkeit kultivierten Zellen bleiben auch ziemlich lange am Leben; durchschnittlich war ihre Lebensdauer aber nur ungefähr halb so groß, als die jener Zellen, die auf festem Substrat kultiviert wurden. Agar gelangte mit verschiedenen mineralischen Nährlösungen zur Anwendung, und zwar mit solchen, wie sie auch zu Algenkulturen benützt werden, nämlich nach Knop, Beyerinck, und Artari (10). Bei manchen Algen legt man auf eine schwachalkalische Reaktion der Lösung, wie sie durch Anwesenheit von Dikaliumphosphat bedingt wird, besonderen Wert (11). Obwohl die Zellen mancher Pflanzen durch alkalische Reaktion, welche durch Zusatz von KOH erreicht wurde, günstig beeinflusst werden, konnte man zwischen den Kulturen mit Mono- und Dikaliumphosphat keinen Unterschied beobachten. Wo im Folgenden keine besonderen Bemerkungen gemacht sind, wurde mit Beyerinck'scher Lösung, in welcher Mono- durch Dikaliumphosphat ersetzt war, gearbeitet. Diese Lösung hat folgende Zusammensetzung:

0,05 %	Ammoniumnitrat
0,02 %	Dikaliumphosphat
0,02 %	Magnesiumsulfat
0,01 %	Calciumchlorid
	Spuren Eisensulfat
Summe	0,1 %

Knop'sche Lösung wurde auch, und zwar in einer Konzentration von 0,1 %, angewandt, die Artari'sche 0,375 %. Man kann auch höhere Konzentrationen anwenden, nämlich bis zu 1 %; höher zu gehen, ist nicht ratsam, da die Lebensdauer bedeutend reduziert wird. Diese Lösungen wurden mit 1,5 % ausgewaschenem Agar versetzt.

Den mineralischen Lösungen sind zugesetzt worden: 1. N-haltige Substanzen: Asparagin, Pepton. 2. Zuckerarten: Dextrose, Lävulose, Saccharose. 3. Säuren: Apfelsäure, Bernsteinsäure, Zitronensäure, Essigsäure, Milchsäure, Oxalsäure, Salzsäure. 4. Kalilauge.

Bei Anwesenheit der N-haltigen organischen Substanzen war keine Besonderheit im Entwicklungsverlauf zu konstatieren. Die Zuckerarten begünstigen in geringem Maße das Gedeihen der Kulturen: auf Dunkelkulturen haben sie besonders günstig eingewirkt. Die Säuren üben einen entschieden ungünstigen Einfluß aus: die Zellen bleiben nur wenige Tage am Leben, wobei bald Schrumpfung auftritt; die Chloroplasten verändern bald ihre

Farbe, behalten aber ihre scharfen Umrisse. Merkwürdigerweise schadet Salzsäure den Zellen am wenigsten; bei ihrer Anwendung bleiben sie nämlich etwas länger am Leben als bei anderen Säuren. Durch Einwirkung von KOH gelingt es, einen ausgesprochen günstigen Einfluß zu erzielen. Im Allgemeinen wird dadurch die Lebensdauer etwas verlängert, bei *Thunbergia* speziell tritt starkes Wachstum der Zellen auf, wie es unter anderen Bedingungen nie beobachtet werden konnte. Die Säuren sind in einer Konzentration von 1/800, 1/400 und 1/200, die Lauge in 1/500, und 1/250 Mol. zur Anwendung gebracht worden. In diesen Konzentrationen sind auch die mineralischen Salze in der obenerwähnten Zusammensetzung zur Anwendung gelangt.

Ursprünglich habe ich beabsichtigt, die Formveränderung, welche Zellen nach der Isolation erleiden, einer längeren Besprechung zu unterziehen und als selbständiges Kapitel zu behandeln. Der einwandsfreien Beobachtung der Formveränderung der isolierten Zellen stellen sich jedoch so viele Schwierigkeiten entgegen, daß ich gezwungen bin, das zu unterlassen und in kurzem Folgendes zu erwähnen:

Die unregelmäßigen Schwammparenchymzellen sind nach der Isolation einer nicht unbedeutenden Gestaltveränderung unterworfen. Die Fortsätze der Zellen verändern ihre Gestalt, und zwar besonders stark unmittelbar nach der Isolation, indem sie ein wenig größer oder kleiner werden. Die weitere Formveränderung der Zellen erfolgt in der Weise, daß sie die Tendenz bekommen, sich abzurunden. Dadurch werden die Einbuchtungen zwischen den einzelnen Fortsätzen ausgeglichen. Die Abrundung ist eine Erscheinung, die erst dann eintritt, wenn die Zelle schon unmittelbar vor dem Absterben sich befindet. Man kann oft sehen, daß frisch isolierte Zellen ganz plötzlich sich abrunden und verkleinern und daß nachher rasch Plasmolyse eintritt. In jenen Zellen dagegen, welche lange Zeit lebensfähig bleiben, ist die Abrundung in der ersten Zeit sehr unbedeutend; sie tritt erst später auf, und dann gewöhnlich schwächer als an den Zellen die weniger widerstandsfähig waren. Eine sehr starke Abrundung ist manchmal durch ein besonders lebhaftes Wachstum der Zelle bedingt.

## II. Wachstum.

Das Wachstum der isolierten Zellen kann in zweifacher Weise vor sich gehen; entweder findet eine gleichmäßige Zunahme der Größe nach allen Richtungen statt, oder es werden an bestimmten Stellen der Zelle Fortsätze gebildet. Das letztere erfolgt in der ersten Zeit, ungefähr 3 bis 6 Tage, nachdem die Zelle isoliert wurde. Nachdem der neugebildete Fortsatz seine definitive Größe erreicht hat, bleibt die Zelle noch längere Zeit am Leben. Die erstere Art des Wachstums erfolgt unter gewöhnlichen Verhältnissen erst nach längerer Zeit, nämlich 10 bis 20 Tage nach der Isolation. Darauf geht die so gewachsene Zelle nach 2 bis 12 Tagen zu Grunde. In beiden Fällen ist auch eine erhebliche Kontraktion der Chloroplasten wahrzunehmen; sie sammeln sich an verschiedenen Stellen

der Zelle an und bilden auch Gruppen um den Kern herum, wobei sie ihre Farbe vollständig verändern, indem sie gelb werden; Gleichmäßiges Wachstum tritt manchmal auch an solchen Zellen auf, welche zuerst schon lokale Fortsätze gebildet haben. Im Allgemeinen kann man sagen, daß die Zellen der meisten Pflanzen zu gleichmäßigem Wachstum befähigt sind; ein solches kann auch schon in der ersten Zeit auftreten, ist aber dann meist sehr unbedeutend.

**Viola.** Die Bildung der Fortsätze ist merkwürdiger Weise nur bei *Viola* nachgewiesen worden, und zwar nur bei Palisadenzellen. Bei dieser Pflanze war auch ein starkes Wachstum nach allen Richtungen nachweisbar; dabei erfolgt die Größenzunahme der Zelle sehr rasch, und 2 bis 3 Tage vom Beginn des Wachstums an hat die Zelle ihre definitive Größe erreicht. Bei *Viola* wird das Wachstum durch KOH in schwacher Konzentration etwas begünstigt. Zuckerarten haben scheinbar keinen Einfluß. Das Wachstum nach allen Richtungen tritt bei Schwammparenchymzellen ebenso wie bei Palisadenzellen auf. (Taf. VI, Fig. 1). An Palisadenzellen habe ich eine Anzahl Messungen ausgeführt, wovon im Folgenden einige erwähnt seien:

1.	Am Anfang	95 $\mu$ lang;	nach 22 Tagen	111 $\mu$ lang
	"	27 $\mu$ breit;	"	45 $\mu$ breit
2.	Am Anfang	97 $\mu$ lang;	nach 20 Tagen	117 $\mu$ lang
	"	24 $\mu$ breit;	"	39 $\mu$ breit
3.	Am Anfang	92 $\mu$ lang;	nach 18 Tagen	122 $\mu$ lang
	"	33 $\mu$ breit;	"	39 $\mu$ breit
4.	Am Anfang	65 $\mu$ lang;	nach 20 Tagen	105 $\mu$ lang
	"	25 $\mu$ breit;	"	38 $\mu$ breit.

Membranverdrückung ist in keinem Falle eingetreten. Gegen das Ende der Lebensdauer der Zellen waren die Chloroplasten stets etwas gelblich und ihre Größe hatte eine bedeutende Abnahme erfahren. Am Beginn der Versuche hatten die meisten Chloroplasten einen Durchmesser von ungefähr 4,3  $\mu$ , zum Schluß einen solchen von 2,9  $\mu$  im Durchschnitt. Natürlich findet man davon zahlreiche Abweichungen. Meist waren sie auch zu Gruppen angesammelt, von denen einige dem Kern angelagert waren. Soweit man aus den Beobachtungen schließen kann, geht die Vergrößerung des Kernes derjenigen der Zelle nicht ganz parallel, sondern dieser nimmt nur unbedeutend an Größe zu. Am 2. oder 3. Tag, nachdem die Zelle ihre definitive Größe erreicht hat, nimmt die Größe des Kernes bedeutend ab, und beim Absterben ist er ganz klein geworden und hat sich völlig abgerundet. Eine Übersicht über diese Verhältnisse gibt folgendes Beispiel:

	Am Anfang	war der Kern	8,8 $\mu$ lang; 7,8 $\mu$ breit.
nach 22 Tagen	"	"	9,5 " " 8,5 " "
" 24	"	"	13,5 $\mu$ im Durchmesser.
" 27	"	"	6,4 " " "



Die Zelle war am Anfang 63  $\mu$  lang; 30  $\mu$  breit.  
 nach 22 Tagen 110  $\mu$  „ 40  $\mu$  „

weiter erfolgte keine Zunahme der Größe der Zelle, und nach 27 Tagen konstatierte ich teilweise Plasmolyse der Zelle.

Während des gleichmäßigen Wachstums findet eine intensive Plasmabewegung statt und der Kern verändert öfters seine Lage. Nachdem aber die Zellen ihre definitive Größe erreicht haben, nimmt die Intensität der Plasmaströmung allmählich ab, und auch der Kern verändert manchmal seine Lage, aber dann nur geringfügig. Wenn dagegen Fortsätze gebildet werden, so beobachtet man in der Zeit ihrer Entstehung eine intensive Plasmaströmung, welche zur Ansammlung von Protoplasma in dem Fortsatz führen kann; auch der Kern verändert seine Lage. Die Lageveränderung des Kernes scheint aber zu den gebildeten Fortsätzen in keiner Beziehung zu stehen.

#### Zelle 1. Palisadenzelle von *Viola*.

Unmittelbar nach der Isolation konnte im Aussehen der Zelle keinerlei Besonderheit konstatiert werden, und irgendwelche Andeutung eines Fortsatzes war nicht zu bemerken (Taf. VI, Fig. 2). Erst nach 5 Tagen beginnt ein solcher sich auszubilden und zwar in Gestalt einer kleinen Vorstülpung rechts oben (Taf. VI, Fig. 3). Das im Fortsatz befindliche Plasma war homogen und stark lichtbrechend. Aus der Lage der Chloroplasten kann man die ursprünglichen Umrisse der Zelle bestimmen, denn diese gehen nicht in den neugebildeten Fortsatz hinein, sondern verharren in ihrer früheren Lage. Nach ca. 6 Tagen hat der Fortsatz seine definitive Größe erreicht, und parallel diesem Größerwerden ging eine schwache Membranverdickung, welche auch weiterhin noch fortschreitet. Der Fortsatz ist zuerst vollständig frei von Chloroplasten, dagegen konstatiert man in ihm deutlich eine Anhäufung von Protoplasma (Taf. VI, Fig. 4). Im übrigen Teil der Zelle reduziert sich das Protoplasma langsam und die Chloroplasten vereinigen sich allmählich zu Gruppen. Nach 15 Tagen sieht man, daß ein Teil der Chloroplasten in den Fortsatz hineinwandert und ihn ausfüllt. Außerdem sind in dem Teil der Zelle, welche der ursprünglichen Ausgangsform entspricht, noch 2 Gruppen von Chloroplasten vorhanden, eine kleine links seitlich, eine größere unten (Taf. VI, Fig. 5). Diese Kultur hat im Dunkeln gestanden.

#### Zelle 2. Palisadenzelle von *Viola*.

Dieser Versuch ist dadurch von Interesse, weil hier der Kern von Anfang an sichtbar war, und man deshalb seine Beziehung zur Fortsatzbildung beobachten konnte. Die Zelle hatte ursprünglich die normale Form einer Palisadenzelle; die Chloroplasten waren gleichmäßig verteilt, der Kern lag rechts im Plasmawandbelag (Taf. VI, Fig. 6). Bei der im Licht erfolgten Kultur

ergab sich folgendes: Nach 3 Tagen konstatierte man, daß eine Ausstülpung sich zu bilden begann, und zwar oben links, oben rechts war etwas später eine Andeutung einer zweiten Ausstülpung zu bemerken; diese letztere stellte jedoch ihr Wachstum ein, ohne sich zu einem Fortsatz auszubilden. Die erstere wuchs zu einem Fortsatze aus. Schon 1 Stunde nach dem Isolieren war Plasmabewegung deutlich nachweisbar. Der Kern veränderte fortwährend seine Lage; nach 3 Tagen lag er ungefähr in der Mitte der Zelle und war ausgesprochen rund. Die ursprünglichen Umrisse der Zelle an der Stelle der Fortsatzbildung konnte man bei seiner Ausbildung aus der Lage der Chloroplasten und einer veränderten Lichtbrechung des Protoplasma bestimmen (Taf. VI, Fig. 7). Nach 10 Tagen lag der Kern auf der linken Seite; er war etwas nach oben verschoben und wieder länglich geworden (Taf. VI, Fig. 8). Im Fortsatz beobachtete man eine Verdickung der Membran und eine noch stärkere Ansammlung von Protoplasma. Die Chloroplasten mieden in diesem Falle den Fortsatz, und die Protoplasmaabewegung war zu dieser Zeit deutlich verlangsamt. In diesem Zustand verblieb die Zelle noch 10 Tage lang, und dann erfolgte ein gleichmäßiges, schwaches Wachstum der Zelle. Der Kern wanderte etwas nach rechts oben; verkleinerte sich im weiteren Verlaufe und rundete sich ab. Die Chloroplasten wanderten deutlich aus der Nähe des Fortsatzes aus (Taf. VI, Fig. 9).

Der Kern war am ersten Tage 12,1  $\mu$  lang; 7,0  $\mu$  breit,

„ „ „ nach 18 Tagen 7,2  $\mu$  im Durchmesser.

An diesem Tage ist die Zelle abgestorben.

Haberlandt (12) behauptet, daß der Kern sich an jene Stellen der Zelle begibt, wo Flächenwachstum und Membranverdickung stattfindet. In dem obenbeschriebenen Falle konnte ich aber keine Beziehung zwischen der Lage des Kernes und der Fortsatzbildung mit Membranverdickung nachweisen; ich konnte lediglich die Ansammlung von Protoplasma in dem Fortsatz beobachten. Bekanntlich sind die Ergebnisse von Haberlandt durch Untersuchungen von Küster teilweise widerlegt worden (13).

### Zelle 3. Palisadenzelle von *Viola*.

Dieses Beispiel zeigt aufs deutlichste, daß man sich auf diesem Gebiete vor jeder Verallgemeinerung hüten muß.

In diesem Falle ist eine Membranverdickung, wie sie in den beiden oben angeführten Beispielen konstatiert werden konnte, nicht eingetreten. Ein Fortsatz bildete sich erst nach 6 Tagen. Nach der Fortsatzbildung blieb die Zelle 14 Tage lang unverändert und erst dann, also am 20. Tage nach der Isolation, trat gleichmäßiges, sehr beträchtliches Wachstum auf. Nach 26 Tagen starb die Zelle ab. Eine ausgesprochene Einwanderung der Chloroplasten in den Fortsatz wie bei Zelle 1, oder eine Wanderung aus dem Bereiche des Fortsatzes, wie bei Zelle 2, waren hier nicht zu beobachten.

**Thunbergia.** An den Zellen von *Thunbergia* ist unter gewöhnlichen Verhältnissen kein Wachstum zu beobachten; die Zellen jedoch, welche auf Kalilauge haltigen Substraten kultiviert wurden, zeigten ein deutliches Wachstum nach allen Richtungen, welches in manchen Fällen ganz beträchtlich war. Die Zellen sind in 0,1% Beyerinck'scher Lösung mit  $\frac{1}{500}$  Mol. oder  $\frac{1}{250}$  Mol. KOH verteilt und auf einen Agar von gleicher Zusammensetzung übertragen worden. Schon nach wenigen Stunden war dann eine Größenzunahme der Zellen zu konstatieren. Auch die Chloroplasten erleiden eine Veränderung, indem sie ihr Volumen vergrößern. Ihre scharfe Umgrenzung behalten sie aber doch bei. In manchen Fällen ist diese Volumenvergrößerung der Chloroplasten so stark, daß sie sich gegenseitig berühren; sie befinden sich dann in einer mosaikartigen Anordnung, welche sonst bei *Thunbergia* nicht angetroffen wird. Nach Verlauf von 24—30 Stunden sind die Zellen schon beträchtlich gewachsen und die Chloroplasten haben ihre mosaikartige Anordnung beibehalten. Nach 3—4 Tagen sterben die meisten Zellen ab, und bei den noch lebenden kann in seltenen Fällen noch ein weiteres Wachstum stattfinden, welches dann aber sehr beträchtlich sein kann. Solche Zellen bleiben dann noch längere Zeit, über 1 Monat, am Leben; in dieser Zeit kontrahieren sich die Chloroplasten wieder und ihre Farbe bleibt dann intensiv grün; erst kurz vor dem Absterben erhält das Grün einen bräunlichen Ton.

#### Zelle 4. Palisadenzelle von *Thunbergia*.

Die Zelle war

am ersten Tag	40,0 $\mu$ lang;	21,1 $\mu$ breit
nach 10 Tagen	50,1 $\mu$	45,6 $\mu$ „
„ 33 Tagen	54,3 $\mu$ „	51,2 $\mu$ „

In den ersten Stunden nach der Isolation erfolgte die gewöhnliche Anschwellung der Chloroplasten, und die Zelle nahm dann stetig an Größe zu, bis nach 10 Tagen die definitive Größe beinahe erreicht war. Die nach 33 Tagen vorgenommene Messung ergab nur eine schwache Zunahme der Größe; zu diesem Zeitpunkt ist die Zelle auch abgezeichnet worden (Taf. VI, Fig. 11 und 12). Die Chloroplasten waren gleichmäßig in der Zelle verteilt. Im Plasma sah man mehrere Mikrosomen, die in Bewegung begriffen waren. Nach 35 Tagen wanderten die Chloroplasten nach der unteren, schmälern Partie der Zelle und sammelten sich alle dort an. In alten, gewachsenen Zellen ist dieses Ansammeln der Chloroplasten immer zu beobachten. Zu diesem Zeitpunkt des Ansammelns waren die Chloroplasten intensiv grün; von da an begannen sie sich bräunlich zu färben. Nach 40 Tagen war die Zelle abgestorben. In den frisch isolierten Zellen waren die Chloroplasten mit Stärke angefüllt, welche rasch verbraucht wurde. Starkes Wachstum tritt hier überhaupt nur an solchen Zellen auf, wo die zuerst vorhandene Stärke nach einiger Zeit verschwindet, während jene Zellen, in denen die Stärke nicht ver-

braucht wird, nur eines geringen Wachstums fähig sind. Diese Art des Wachstums ist besonders charakteristisch für Palisadenzellen. Es erfolgt jedoch auch, wenn auch schwächer, an den Schwammparenchymzellen, und zwar ist es dann von ganz genau den gleichen Veränderungen im Innern der Zelle begleitet. Die Größenzunahme der Zelle ist hier aber bedeutend geringer (Taf. VI, Fig. 13). In den Schwammparenchymzellen sammeln sich auch nach längerer Zeit die Chloroplasten, aber nicht zu einer, sondern zu wenigen Gruppen, und zwar meist in den Fortsätzen der Zelle. Die Gruppierung der Chloroplasten ist oft unvollständig und manche von ihnen bleiben einzeln in den Fortsätzen liegen.

Kultiviert man die Zellen von Anfang an im Dunkeln, so ist ein bedeutend schwächeres Wachstum der Zellen zu konstatieren. Aber auch hier bleiben die Zellen mehr als 1 Monat am Leben.

Bei diesen Versuchen mit KOH hat man große Schwierigkeit, die Kulturen bakterienfrei zu erhalten, da bekanntlich die Bakterien schwachalkalische Substrate bevorzugen.

### III. Kulturen im Dunkeln.

Haberlandt sagt (1, p. 72) über seine im Dunkeln angestellten Versuche Folgendes: „Im Dunkeln gehen die Zellen weit rascher zugrunde, in Knop'scher Nährlösung schon nach 4 bis 6 Tagen, bei Zusatz von 1% Rohrzucker einige Tage später; noch länger bleiben sie in 5% Rohrzuckerlösung am Leben.“ Desto auffallender war es, daß bei meinen Versuchen die Zellen von *Thunbergia* auf rein mineralischen Substraten im Dunkeln länger am Leben geblieben sind, als bei parallelen Versuchen am Licht. Und überhaupt war das Aussehen der im Dunkeln kultivierten Zellen viel besser, als dasjenige der am Licht kultivierten. Die Zellen von *Viola* gehen im Dunkeln durchschnittlich einige Tage früher zu Grunde als am Licht; dagegen zeigt sich bei dieser Pflanze kein Unterschied in Bezug auf das Wachstum der Zellen. Wachstum stellt sich im Dunkeln in ebenso vielen Fällen ein wie am Licht, mit Ausnahme von *Thunbergiazellen* welche auf KOH-haltigem Substrat kultiviert worden waren. Die Chloroplasten von *Viola* nehmen im Dunkeln schneller eine gelbe Farbe an als am Licht, auch die Verkleinerung der Chloroplasten geht im Dunkeln schneller vor sich. Wenn die Chloroplasten von *Thunbergia* zuerst mit Stärke angefüllt waren, so verarbeiten sie diese und nach 4 bis 5 Tagen sind sie völlig stärkefrei. Auch die Zellen der meisten anderen Pflanzen, die von mir untersucht wurden, zeigten dasselbe Verhalten wie die Zellen von *Viola*.

#### Zelle 5. Schwammparenchymzelle von *Thunbergia*.

Die Gestaltveränderung der Zelle war schwach nachweisbar; die Zelle rundete sich im Laufe der ersten Tage ganz wenig ab; die Stärke, welche am Beginn reichlich vorhanden war, verschwand nach 4 Tagen vollständig; die Chloroplasten haben ihre Gestalt im allgemeinen beibehalten, nur einer (oben rechts) breitete



sich etwas aus. Nach 20 Tagen bemerkt man, daß die Membran in der unteren Partie der Zelle sich etwas verdickte, und nach 30 Tagen hatte die Membranverdickung ihren definitiven Zustand erreicht. Von diesem Zeitpunkt an erfolgte an der Zelle überhaupt keine Veränderung, nur die Farbe der Chloroplasten erblaßte stetig, aber sehr langsam. Infolgedessen gilt die Zeichnung, die nach 30 Tagen angefertigt wurde, auch für den Zustand, in dem die Zelle nach 75 Tagen und sogar einige Tage später sich befand (Taf. VI, Fig. 14). Im ganzen blieb die Zelle 98 Tage am Leben und ist dann infolge langsamer Plasmolyse abgestorben.

#### Zelle 6. Schwammparenchymzelle von *Thunbergia*.

Die im Laufe der Zeit in der Zelle stattgefundene Gestaltveränderung ist sehr gering. Die beigegegebene Zeichnung der Zelle ist 100 Tage nach der Isolation hergestellt worden (Taf. VI, Fig. 15). Schon zu dieser Zeit bietet die Zelle ein merkwürdiges Aussehen. Alle Chloroplasten sind nämlich linsenförmig und gleichmäßig in der Zelle verteilt. Sie sind vollständig stärkefrei. Das Protoplasma der Zelle war zu dieser Zeit stark reduziert. Die Farbe der Chloroplasten war nach 70 Tagen noch intensiv grün, und erst dann erblaßte sie allmählich. Der grünliche Ton der Farbe wurde bis zum Absterben beibehalten; ein vollständiges Erblässen trat nicht ein. Die Zelle blieb noch länger als im ersten Falle am Leben, und ist erst nach 120 Tagen abgestorben.

Solche Fälle sind nicht selten; im Allgemeinen aber bleiben die Zellen etwas weniger lange am Leben, nämlich 60 bis 70 Tage, wobei ihr Verhalten auf mineralischen und zuckerhaltigen Substraten beinahe genau dasselbe ist. Auf zuckerhaltigen Substraten können sie etwas länger leben.

Versucht man, diese Tatsache zu erklären, so gelangt man zur Annahme, daß solche Zellen sich den gegebenen Verhältnissen anpassen und in einen „Dauerzustand“ übergehen. Wenn die Zellen auf mineralischen Substraten und im Dunkeln sich befinden, so ist ein Bezug von organischen Nährstoffen sowohl als auch Kohlensäureassimilation ausgeschlossen. Die in der Zelle vorhandenen organischen Nährstoffe werden verbraucht, und ein Teil von ihnen wird direkt oder indirekt zur Verdickung der Membran verwendet. Man kann annehmen, daß die Membranverdickung einen Übergang zum Dauerzustand der Zelle darstellt; daß diese Verdickung nicht im ganzen Umfange der Zelle stattfindet, kann auf die Abwesenheit der erforderlichen Nährstoffe zurückgeführt werden. Durch die Anwesenheit von Zuckerarten wird die Membranverdickung in keiner Weise begünstigt. Allerdings kann man bei *Thunbergia* eine Membranverdickung gelegentlich auch an jenen Zellen konstatieren, die am Licht kultiviert wurden; doch kommt dies bedeutend seltener vor, als der erst angeführte Fall.

Überträgt man eine solche im Dauerzustande befindliche Zelle aus Licht, so kann man oft finden, daß eine Neubildung der

Stärke unterbleibt; nur in seltenen Fällen konstatiert man eine neuerliche Stärkebildung. Die Menge der gebildeten Stärke ist aber bedeutend geringer als in Zellen, welche frisch aus den Blättern isoliert sind. Überträgt man eine solche Zelle, die eine Zeitlang im Licht sich befand, wieder ins Dunkle, so beobachtet man meist, daß die neugebildete Stärke nicht verbraucht wird. Es lag nahe, durch abwechselndes Belichten und Verdunkeln der Kulturen die Lebensdauer der Zellen zu verlängern zu suchen, man erreicht dadurch aber das Gegenteil; denn solche Zellen gehen viel früher zu Grunde als jene, welche die ganze Zeit im Dunkeln sich befanden.

#### IV. Plasma- und Kernbewegung.

Plasmabewegung. De Vries (14) hat die Plasmabewegung als einen physiologischen Prozeß aufgefaßt, welcher der normalen Zelle eigen ist und dem Transport der Nährstoffe dient. Nach den ultramikroskopischen Ergebnissen von Gaidukov (15) findet Plasmabewegung allgemein in den pflanzlichen Zellen statt. Die Untersuchungen von de Vries wurden mannigfach kritisiert, und in der Folge sind zahlreiche neuere, experimentelle Untersuchungen über diesen Gegenstand erschienen. Diese Arbeiten haben gezeigt, daß die Plasmabewegung in vielen Fällen auf Reizwirkung zurückzuführen ist, und zwar besonders auf solche Reize, die durch Verletzung hervorgerufen wurden (Frank 16, Hauptfleisch 17, Kretzschmar 4, Bierberg 18, und andere mehr). Diese experimentellen Ergebnisse schließen aber die Möglichkeit nicht aus, daß schon vor jener Plasmaströmung, die dadurch sichtbar wird, daß die Mikrosomen sich mitbewegen, eine andere Plasmaströmung vor sich geht, nämlich die des hyalinen Plasmas, welche mit optischen Mitteln sehr schwer wahrzunehmen ist.

In den isolierten Zellen von *Viola* war in der ersten Zeit keine Plasmaströmung sichtbar; die Körnchen waren in der ersten Zeit schwach lichtbrechend und befanden sich in Ruhe. Nach 40 bis 60 Minuten konnte man oft schon deutliche Plasmabewegung konstatieren; diese ist wahrnehmbar entweder durch die Bewegung der Körnchen, welche inzwischen stärker lichtbrechend geworden sind und infolgedessen deutlich hervortreten, oder durch die Ausbildung von Plasmasträngen, welche aus hyalinem Protoplasma bestehen. Diese durchsetzen den Zellraum und sind besonders deutlich zwischen Kern und Plasmawandbelag. Plasmastränge sind gewöhnlich sehr spärlich vorhanden und treten nur zu einer bestimmten Zeit deutlich hervor; nämlich dann, wenn man Bewegung und Gestaltveränderung des Kernes wahrnimmt. Lebhaftes Plasmaströmen wird aus der Bewegung der Plasmakörnchen erkannt. Wie gesagt, kann die Körnchen-Plasmaströmung schon nach 40 bis 60 Minuten beobachtet werden, dann ist sie aber gewöhnlich noch schwach; erst allmählich nimmt die Intensität der Strömung zu, um nach 2 bis 3 Tagen ihr Maximum zu erreichen. In der maximalen Intensität verharret die Strömung un-

gefähr 3 bis 8 Tage und nimmt dann allmählich ab, bis die Körnchen sich wieder vollständig in Ruhe befinden. Ich konnte jedoch zahlreiche Ausnahmen von dieser Regel konstatieren; oft habe ich noch in 20 bis 25 Tage alten Zellen starke Körnchenbewegung wahrgenommen. Es handelt sich bei dieser Körnchenbewegung um eine typische Zirkulationsbewegung, welche sich hier noch durch Folgendes charakterisieren läßt: die Richtung der Strömung ist äußerst veränderlich und ebenso die Geschwindigkeit der Bewegung der einzelnen Körnchen; es laufen nämlich manche Körnchen nur kurze Strecken weit, ca.  $10\ \mu$ , um dann von dem entgegengesetzten Strome ergriffen und zurückgeführt zu werden. Oft dagegen durchlaufen einzelne Körnchen längere Strecken, bis zu  $50\ \mu$ , mit größter Geschwindigkeit. Es kommt immer zur Anhäufung der Körnchen zu größeren Gruppen, von denen dann einzelne Körnchen oder kleinere Gruppen weggerissen werden, um in die Wanderung einzutreten; oft werden sie dann zu der Gruppe zurückgeführt, von der sie ausgegangen sind. Da die Plasmaströmung, welche aus der Bildung von Plasmasträngen wahrzunehmen ist, dann besonders intensiv ist, wenn am Kern Form- und Lageveränderungen vor sich gehen, liegt es nahe, auf eine Beziehung zwischen Kern und Plasmaströmung zu schließen.

**Kernbewegung.** Die Bewegung des Kernes wird von den einen in der Weise gedeutet, daß sie eine aktive Beteiligung des Kernes annehmen, während andere dem Kern nur eine passive Rolle zuschreiben. Eine Verlagerung des Kernes zu beobachten hat man bei pflanzlichen Zellen oft genug Gelegenheit. Schon im Laufe der Entwicklung der Zelle findet eine Verlagerung des Kernes statt; in den jugendlichen, noch vakuolenlosen Zellen befindet der Kern sich in der Mitte; bei dem dann folgenden Wachstum erhalten die Zellen eine oder mehrere Vakuolen und dadurch wird eine Verlagerung des Kernes bedingt, welche dann dazu führt, daß der Kern nicht mehr im Zentrum sich befindet. Eine ähnliche Erscheinung ist auch die Tendenz des Kernes, jene Stellen der Zelle aufzusuchen, wo starkes Wachstum oder Membranbildung vor sich geht (Haberlandt, 12). In allen diesen Fällen hängt die Kernverlagerung mit einer Änderung des Gesamthabitus der Zelle zusammen. Man wird kaum fehlgehen, wenn man annimmt, daß in allen diesen Fällen der Kern sich passiv verhält. Auch in den übrigen Fällen ist man geneigt, dem Kern bei seiner Verlagerung eher eine passive Rolle zuzuschreiben, als eine aktive. Das schließt aber die Möglichkeit nicht aus, daß der Kern bei seiner Bewegung doch auch aktiv tätig ist. Da es heute nicht möglich ist, diese Frage einwandfrei zu beantworten, findet man vielfach die beiden Meinungen neben einander ausgesprochen.

Němec (19) zeigt, daß außer der Stärke auch die Kerne eine bestimmte Richtung gegenüber der Schwerkraftwirkung annehmen. Er äußert sich dahin, daß der Kern zu seiner Verlagerung sich passiv verhält, und daß diese durch rein physikalische Ursachen bedingt wird.

Nawaschin (20) nimmt an, daß dem Spermakern der An-

giospermen zur Zeit der Befruchtung ein selbständiges Bewegungsvermögen zukommt. Nawaschin glaubt diese Annahme noch dadurch stützen zu können, daß bei manchen Angiospermen die Spermkerne eine seltsame, korkenzieherähnliche Gestalt besitzen.

Am eingehendsten ist die Kernverlagerung in jenen Fällen studiert worden, wo sie durch Verletzungsreize bedingt wird. Diese ist zuerst von Tangl (3) und nachher von zahlreichen anderen Forschern beschrieben worden: Némec (21), Nestler (22), Mische (23), Ritter (24), Schürhoff (25), Schweigler (26) und anderen mehr.

Die Wanderung des Kernes als Reaktion auf Verwundung wird bekanntlich als Traumatotaxis bezeichnet. Die traumatotaktische Reaktion kann in zweifacher Weise erfolgen; entweder bewegt sich der Kern nur in seiner eigenen Zelle, und das ist der häufigere Fall, oder der Kern wandert durch die Membran in eine Nachbarzelle hinein, doch ist das letztere selten. Die erste Art der Reaktion erfolgt in der Weise, daß kurz nach der Verletzung die Kerne sich zu jenen Membranen begeben, welche den verwundeten Zellen zugekehrt sind. An dieser Stelle verweilen sie eine Zeitlang und dann erfolgt eine Rückwanderung, durch die der Kern meist wieder an seine ursprüngliche Stelle gelangt. Im zweiten Falle wandert der Kern durch die Membran in die benachbarte Zelle hinein. Das Passieren der Membran erfolgt sehr schnell und ist mit einer Veränderung der Gestalt des Kernes verbunden, wobei die bekannten unregelmäßigen, hantelförmigen Bildungen des Kernes entstehen, welche im Moment des Passierens der Membran wahrgenommen werden. Diese Art der Wanderung ist nach Mische auf eine aktive Tätigkeit des Kernes zurückzuführen (23). Schweigler dagegen will bewiesen haben, daß die traumatotrophen Kern- und Saftübertritte bei *Moricandia arvensis* durch die plötzliche Änderung des Turgors in den Zellen erklärt werden können (26).

Ritter spricht sich für passive Kernwanderung aus, und er erklärt die traumatotaktische Kernverlagerung als analog mit der von ihm bei vielen Pflanzen beobachteten chemotaktischen Kernwanderung (24). Vor Ritter hat Nestler traumatotaktische Kernverlagerungen bei zahlreichen Pflanzen studiert und ist geneigt, eine aktive Beteiligung des Kernes anzunehmen (22). Die Verschiedenheit der Meinungen über die Ursachen der Kernwanderung kann einerseits dadurch erklärt werden, daß sich der Untersuchung große Schwierigkeiten entgegenstellen, andererseits dadurch, daß mit verschiedenen Pflanzen gearbeitet worden ist. Im Allgemeinen scheint die Deutung der Ursache der Kernwanderung nicht einfach zu sein. In den Fällen, wo eine Veränderung der Gestalt des Kernes und, im Zusammenhange damit, eine Wanderung auftritt, ist es verlockend, eine aktive Beteiligung des Kernes anzunehmen. Andererseits kann man auch die Möglichkeit nicht außer acht lassen, daß der Kern von der Plasmaströmung mitgerissen wird. Es sind Beispiele genug bekannt, daß



Zelleinschlüsse und Zellbestandteile von der Plasmaströmung mitgeführt werden.

Meine eigenen Untersuchungen beziehen sich auf die Beobachtungen der Kernverlagerung an isolierten Assimilationszellen von *Viola*. In den meisten der isolierten Zellen dieser Pflanze kann der Kern deutlich wahrgenommen werden. Er erscheint meist von länglicher oder annähernd runder Gestalt. Ein Kernkörperchen kann nur in seltenen Fällen wahrgenommen werden; mehr als eines konnte ich nie beobachten.

20 bis 60 Minuten nach der Isolation bemerkt man, daß der Kern zu wandern beginnt. Diese Kernwanderung kann in der ersten Zeit sehr intensiv sein, der Kern beschreibt dabei eine kreis- oder ellipsoidförmige Bahn. In dieser intensiven Wanderung verharret der Kern so lange, bis er zu seinem ursprünglichen Ausgangsort ungefähr zurückgekehrt ist. Eine solche Art der Bewegung ist bis zu einem gewissen Grade einer traumatotaktischen Reaktion zu vergleichen, und auch die vom Kern auf dieser Wanderung zurückgelegte Bahn ist derjenigen, die bei der traumatotaktischen Reaktion beschrieben wird, unmittelbar zu vergleichen. Ritter (24, p. 5) äußert sich über die traumatotaktische Kernwanderung in folgender Weise: „Von oben gesehen, legte der Kern während der traumatotaktischen Verlagerung einen im Uhrzeigersinne verlaufenden ellipsenförmigen Weg zurück“. Anschließend an diese Bemerkung, äußert er sich über das Vorkommen der traumatotaktischen Reaktion wie folgt: „Die Reaktion erfolgt übrigens nicht in allen Zellen gleich schnell und bleibt auch in einzelnen Zellen ganz aus“. Diese letzte Bemerkung trifft auch bei isolierten Violazellen vollständig zu.

Die intensive Kernwanderung dauert nur kurze Zeit, nämlich 15 Minuten bis 2 Stunden. Nach dem Aufhören dieser Wanderung und nachdem der Kern in seine ursprüngliche Lage zurückgelangt ist, kann es vorkommen, daß eine neue Wanderung beginnt; diese ist dann ohne regelmäßige Richtung und meist sehr schwach; trotzdem kann sie mehrere Tage dauern. Bei der intensiven Kernwanderung ist es jedoch nicht eine ausnahmslose Regel, daß der Kern wieder an seinen Ausgangspunkt zurückkehrt, sondern er kann auch an einer anderen Stelle der Zelle liegen bleiben. Außerdem kommt es auch vor, daß die intensive Wanderung des Kernes von Anfang an ausbleibt, und dann kann man nur eine schwache Bewegung wahrnehmen. Bei der schwachen Bewegung des Kernes, welche sich nach dem Aufhören der anfänglichen intensiven Bewegung einstellt, kann die Bewegungsrichtung leicht, und wie es scheint ohne merkliche Ursachen, geändert werden. Während der intensiven Wanderung des Kernes beobachtet man auch eine Plasmabewegung, welche aus der Bildung von Plasmasträngen erkannt werden kann. Trotz dieser Plasmabewegung beobachtet man meist keine oder nur eine sehr schwache Bewegung von Plasmakörnchen, da, wie bereits oben erwähnt, deren Bewegung erst später einsetzt und nach 2 bis 3 Tagen ihr Maximum erreicht. Bei der intensiven Kernwanderung

beobachtet man, daß der Kern seine Gestalt unablässig verändert, und daß die Intensität der Kernwanderung und der Gestaltveränderung einander proportional sind. Infolgedessen bin ich der Meinung, daß eine aktive Beteiligung des Kernes stattfindet, welche mit der Fähigkeit des Kernes, seine Gestalt zu verändern, zusammenhängt. Und ferner bin ich der Ansicht, daß die dabei auftretende Plasmabewegung, welche durch die Entstehung von Plasmasträngen sich kundgibt, auf eine Kernwirkung zurückzuführen und infolgedessen eine sekundäre Erscheinung ist. Für diese Annahme spricht auch die Tatsache, daß die intensive Bildung von Plasmasträngen gewöhnlich erst dann einsetzt, wenn der Kern schon angefangen hat, seine Gestalt und Lage zu verändern. Wenn die intensive Wanderung des Kernes aufgehört hat, läßt die Entstehung von Plasmasträngen sofort nach. Für die aktive Beteiligung des Kernes spricht auch noch die Tatsache, daß 2 bis 3 Tage nach der Isolation, wenn die Plasmakörnchenbewegung sehr stark ist, der Kern nur schwache Lageveränderungen ausführt. Die schwache Wanderung des Kernes ist gewöhnlich nicht von einer bedeutenden Gestaltveränderung desselben begleitet; deshalb kann man wohl zu der Annahme neigen, daß auch die Plasmaströmung an der Kernwanderung beteiligt sein kann. Wenn der Kern dagegen seitlich gelagert ist, kann man oft sehen, daß bei nur schwacher Verlagerung doch eine typische Gestaltsveränderung auftritt. Aus dem oben Gesagten ergibt sich, daß man im ganzen 3 Modi von Kernbewegung unterscheiden kann, wobei aber betont sei, daß dieselben nicht scharf gegeneinander abgegrenzt sind, und diese Einteilung überhaupt nur vorgenommen wird, um eine Übersicht zu erhalten.

Ich unterscheide also:

1. Intensive Kernwanderung, wenig Zeit in Anspruch nehmend und begleitet von lebhafter Gestaltveränderung des Kernes und starker Plasmabewegung, welche letztere sich an der Entstehung vom Kern ausgehender Plasmastränge zu erkennen gibt.

2. Schwache, längerandauernde Kernverlagerung, welche mehrere Tage hindurch, oft bis zum Absterben der Zelle, stattfindet. Bei dieser Bewegung kann man keine ausgesprochene Gestaltveränderung wahrnehmen; eine schwache Gestaltveränderung kommt jedoch auch hier vor und besteht in einer Abrundung oder einer schwachen Verlängerung des Kernes. Diese langsame Bewegung tritt entweder für sich allein auf, oder es kann auch der erste Modus der intensiven Bewegung allmählich in sie übergehen.

3. Schwache Bewegung des seitlich gelagerten Kernes, welche von ganz charakteristischen Gestaltveränderungen begleitet ist.

Die Kernverlagerung ist sowohl in Palisaden-, als auch in Schwammparenchymzellen konstatiert worden. Im ersteren Fall tritt sie jedoch viel deutlicher hervor.

Da die intensive Kernbewegung kurz nach dem Isolieren auftritt, erfolgt sie vermutlich infolge der Verletzung, wobei diese als Reiz aufzufassen ist.

Ritter hat das Auftreten von traumatotaktischen Verlagerungen auch an plasmolysierten Zellen beobachtet; diese Kernverlagerungen können mit denen in den isolierten Zellen verglichen werden, wobei aber der Unterschied zu berücksichtigen ist, daß im ersten Fall die Bewegungsrichtung des Kernes vor dem vollständigen Aufhören der Kontinuität zwischen den einzelnen Zellen noch durch den Nachklang des Verwundungsreizes gegeben werden kann.

### Zelle 7. Palisadenzelle von *Viola*.<sup>1)</sup>

Die 12 auf einanderfolgenden Stadien der Zelle sind im Laufe von 30 Minuten abgebildet worden, und sie zeigen die Veränderung, welche der Kern in dieser kurzen Zeit erlitten hat (Taf. VII, Fig. 1—12). Das Stadium 13 ist nach 24 Stunden abgezeichnet worden (Taf. VII, Fig. 13). Das erste Stadium ist genau  $\frac{1}{2}$  Stunde nach der Isolation abgezeichnet worden; bis zu dieser Zeit hatte sich der Kern in scheinbarer Ruhe befunden. Zu diesem Zeitpunkt lag der Kern ungefähr zentral, etwas nach links verschoben (Taf. VII, Fig. 1). Seine Form war beinahe ausgesprochen rund. Es erfolgte dann sehr rasch eine Gestaltveränderung, die aber nur geringfügig war. Im Stadium 2 wurde der Kern nach links verschoben und nahm längliche Gestalt an (Taf. VII, Fig. 2). In den nächstfolgenden Stadien bis Stadium 6 exclusive beobachtete man nur eine schwache Formveränderung, die nur zu einer schwachen Lageveränderung führte. Im Laufe dieser 3 Stadien konnte man auch die Entstehung von Plasmasträngen ziemlich deutlich beobachten, die stets vom Kern aus zu dem plasmatischen Wandbelag gingen (Taf. VII, Fig. 3—5). Im Stadium 6 konstatiert man ganz plötzlich eine Veränderung der Form des Kernes und zugleich eine damit verbundene Lageveränderung; es entstand am Kern links ein Fortsatz. Im übrigen ist die Form des Kernes ganz unregelmäßig (Taf. VII, Fig. 6). In diesem Stadium beobachtete man auch eine äußerst intensive Bildung von Plasmasträngen, die von 4 Partien des Kernes ausgeht. Bei dem nächsten Stadium erfolgte eine sehr rasche Veränderung der Gestalt des Kernes, und zwar in der Weise, daß rechts ein Fortsatz entsteht, der linke, früher gebildete dagegen allmählich kleiner wird, und es scheint, daß der Kern etwas größer wird (Taf. VII, Fig. 7). Nachher erfolgt eine beinahe vollständige Abrundung des Kernes. Im Folgenden wird der Kern stark nach rechts verschoben, ohne seine längliche Gestalt bedeutend zu verändern. Wie diese Lageveränderung zwischen Stadium 8 und 10 erfolgt, ist nicht ganz klar, da dabei keine ausgesprochene Formveränderung eingetreten ist; möglicherweise hat sich diese der Beobachtung entzogen (Taf. VII, Fig. 8—10). In den nächsten 2 Stadien ist der Kern nach links

<sup>1)</sup> Bei der Herstellung der Zeichnungen auf Taf. VII wurde der Hauptwert auf möglichst genaue Wiedergabe der Kernverhältnisse gelegt; das Plasma ist ganz schematisch wiedergegeben, und die Chloroplasten überhaupt weggelassen.



verschoben worden; es ist dabei die neuerliche Bildung eines Fortsatzes beobachtet worden (Taf. VII, Fig. 11 und 12). Im Stadium 12 ist der Kern wieder zur Ruhe gelangt und beinahe vollständig abgerundet. Die Bahn, welche der Kern während seiner Wanderung beschrieben hat, ist ellipsenförmig, wobei er seinen früheren Ausgangspunkt ungefähr wieder erreichte. Nach Stadium 12 hörte die intensive Wanderung auf, und die nach 24 Stunden abgezeichnete Zelle zeigt, daß der Kern nur etwas nach oben verschoben war; dabei war er deutlich kleiner geworden (Taf. VII, Fig. 13). Zu dieser Zeit sind die Plasmastränge nicht mehr sichtbar, hingegen beobachtete man eine intensive Körnchenströmung. Die später noch folgenden Ortsveränderungen des Kernes waren in diesem Falle unbedeutend; er verschob sich noch etwas nach oben und nach 5 Tagen beobachtete man überhaupt keine Lageveränderung des Kernes mehr.

Im Allgemeinen geschieht die Wanderung des Kernes, welcher zuerst zentral gelagert war, nach einem bestimmten Schema. Stets wird eine Gestaltveränderung des Kernes wahrgenommen, die sich dadurch äußert, daß an ihm zu bestimmter Zeit Fortsätze entstehen, die im nächsten Augenblick verschwinden. Die beigelegte Abbildung (Taf. VII, Fig. 14a—f) eines anderen Kernes zeigt die Veränderung, welche der Kern im Laufe von 20 Minuten, während der Zeit der intensiven Kernwanderung, erlitten hat. Hier war der Kern auch, wie gewöhnlich, zuerst rund, dann entstanden an ihm Fortsätze und schließlich rundete er sich wieder ab. Die von ihm beschriebene Bahn war in diesem Falle beinahe ganz kreisförmig. Man kann aber in vielen Fällen beobachten, daß der Kern bei seiner Wanderung keine regelmäßige Bahn beschreibt und daß er durch plötzliche Formveränderung in der einen oder der anderen Richtung verschoben wird, um dann nach einiger Zeit zur Ruhe zu gelangen.

#### Zelle 8. Palisadenzelle von *Viola*.

In den Fällen, in welchen der Kern seitlich gelagert ist, kann seine Wanderung oft in ganz charakteristischer Weise erfolgen. Der Kern, welcher gewöhnlich etwas länglich erscheint, beginnt an dem einen oder anderem Ende anzuschwellen (Taf. VII, Fig. 15). Darauf hat er sich mit dem größer gewordenen Teil von der Membran abgehoben, um sich dann wieder an sie anzulegen (Taf. VII, Fig. 16). Diese Verschiebung vollzieht sich innerhalb eines Zeitraumes von 5 bis 15 Minuten, und beim neuerlichen Anschließen an die Membran erhält er seine ursprüngliche Form wieder (Taf. VII, Fig. 17).

Fig. 18 auf Taf. VII zeigt in Umrissen, wie weit der Kern sich im Laufe von 10 Minuten verschoben hat. Die oberen Umrisse des Kernes zeigen seine ursprüngliche Lage, die unteren dagegen diejenige, die er nach 10 Minuten angenommen hat. In solchen Fällen kann eine Bildung von Plasmasträngen gewöhnlich nicht beobachtet werden.



## V. Form- und Lageveränderung der Chloroplasten.

**Formveränderung.** Die zuerst scheibenförmigen Chloroplasten von *Viola* kontrahieren sich bald nach dem Isolieren. Der Zeitpunkt, an dem die Kontraktion eintritt, ist sehr verschieden; sie kann schon ungefähr 1 Stunde nach dem Isolieren auftreten, meist dauert es aber länger, oft sogar einige Tage. Im Laufe der Entwicklung erfolgt eine Verkleinerung der Chloroplasten, die parallel mit dem Gelbwerden und Erblassen derselben geht. Die Verkleinerung ist dann besonders stark, wenn die Chloroplasten erblassen. Bei *Thunbergia* konnte ich Fälle konstatieren, wo die erblaßten Chloroplasten nach ungefähr 1 Monat nur noch  $1\ \mu$  groß waren. Das Gelbwerden der Chloroplasten stellt sich bei *Viola* besonders intensiv ein. Die Chloroplasten nehmen dabei die mannigfaltigsten Farbennüancen an. Die Dunkelheit begünstigt die Farbenveränderung besonders. Bei *Thunbergia* sind die Chloroplasten schon in der Pflanze kontrahiert, und im Laufe der Entwicklung kommt es vor, daß hier, umgekehrt wie bei *Viola*, die Chloroplasten sich scheibenförmig ausbreiten; dies wird durch KOH  $\frac{1}{500}$  und  $\frac{1}{250}$  Mol. besonders begünstigt. In KOH nehmen die Chloroplasten von *Thunbergia* eine besonders schöne grüne Farbe an; auf die Chloroplasten von *Viola* dagegen hat KOH in dieser Hinsicht keinen Einfluß. In säurehaltigen Lösungen nehmen die Chloroplasten einen bräunlichen Farbenton an, ihre Umrisse aber bleiben scharf erhalten. Dem Erblassen und Gelbwerden der Chloroplasten und der gleichzeitigen Verkleinerung geht ein beinahe vollständiger Verbrauch der in den Chloroplasten befindlichen Stärke parallel. Manchmal aber wird die Stärke nur teilweise verbraucht, die Chloroplasten werden dann gelb; ihre Größe nimmt aber nur wenig ab. Wenn die Stärke gar nicht verbraucht wird, erblassen die Chloroplasten bis zum vollständigen Verlust der Farbe, ohne aber dabei ihre Größe zu verändern. Solche Zellen sind dann auch nicht mehr lebensfähig, was darauf hindeutet, daß die elementarste Funktion, der Verbrauch der in der Zelle vorhandenen Nährstoffe, nicht mehr stattfinden kann.

Die übrigen Gestaltveränderungen der Chloroplasten sind besonders intensiv an solchen, welche ihre Farbe wenig verändert haben. Die Gestaltveränderungen der Chloroplasten sind sehr mannigfaltig. Es treten hufeisenförmige, halbmondförmige, linsenförmige und unregelmäßig gelappte Chloroplasten auf. Am häufigsten beobachtet man jene Form der Chloroplasten, welche Haberlandt in seiner Arbeit abgebildet hat (Haberlandt 1, Fig. 6).

**Lageveränderung.** Die Lageveränderung der Chloroplasten erfolgt in einer Weise, die es nicht erlaubt, auf eine ihr zu Grunde liegende, ausgesprochene Gesetzmäßigkeit zu schließen. Die Fälle, in denen man von einem regelmäßigen Verlauf sprechen kann, beschreibe ich im Folgenden: Vor dem Absterben der Zellen sammeln sich die Chloroplasten meist; entweder umgeben sie den Kern in ziemlich regelmäßiger Verteilung, oder gruppieren sich in bestimmten Partien der Zelle. Die Ansammlung der Chloroplasten um den Kern herum wird als Systrophe bezeichnet (Senn,

27, p. 70). Nach Senn tritt Systrophe bei zahlreichen Pflanzen unter den verschiedensten Verhältnissen auf. Von dem Gesichtspunkt aus, der dieser Betrachtung zu Grunde liegt, ist es besonders wichtig, daß Systrophe auch bei plasmolysierten Zellen zu beobachten ist (Senn 27, p. 136). Solche plasmolysierte Zellen kann man nämlich in Bezug auf die Abgesondertheit ihres Protoplasmas vom Plasma der benachbarten Zellen unmittelbar mit isolierten Zellen vergleichen. Über diese in physiologischer Richtung analogen Fälle kann man mit Senn (27, p. 142) sagen: „Der einzige Ort in der Zelle, an dem sich noch Nährstoffe vorfinden, ist der Kern. Zu diesem begeben sich darum die Chloroplasten wie die Leukoplasten“. Und auch der theoretischen Schlußfolgerung, die Senn daraus zog, kann man in Hinsicht auf beide analogen Fälle beistimmen. Er nahm nämlich an, daß die Chloroplasten durch die im Kern befindlichen chemisch wirksamen Stoffe eine chemotaktische Anziehung erfahren.

#### Zelle 9. Palisadenzelle von *Viola*.

Diese Zelle ist im Verlauf der Entwicklung stark gewachsen.

Die Zelle war am Beginn des Versuches 50  $\mu$  lang; 25  $\mu$  breit;  
Der Kern „ „ „ „ „ 13,1  $\mu$  „ 8,3  $\mu$  „

Nach 14 Tagen, kurz vor dem Absterben

war die Zelle 70  $\mu$  „ 33  $\mu$  „  
und der Kern war 8,6  $\mu$  „ 5,3  $\mu$  „

Die Systrophe erfolgte ungefähr am 12. Tage; zu dieser Zeit hat auch der Kern eine andere Lage angenommen, seine Größe aber war noch normal, wie am Beginn des Versuches. Die Chloroplasten dagegen waren zu dieser Zeit schon gelblich und klein; sie hatten nämlich einen Durchmesser von durchschnittlich 1,8  $\mu$ . Im Laufe von 3 Tagen nach Eintritt der Systrophe hat sich der Kern ganz deutlich verkleinert, und nach 4 Tagen trat Plasmolyse ein (Taf. VI, Fig. 16 und 17).

#### Zelle 10. Palisadenzelle von *Viola*.

Nach dem Isolieren erfolgt sehr rasch eine Ansammlung der Chloroplasten um den Kern, nämlich schon nach 3 Tagen. Die Mehrzahl der Chloroplasten aber bleibt im plasmatischen Wandbelag bis zum Absterben der Zelle liegen. Dieses Absterben erfolgt ungefähr 7 Tage nach der Isolation, oder 4 Tage nach Eintritt der Systrophe. Der Kern war am Beginn des Versuches 14,2  $\mu$  lang und 10,2  $\mu$  breit. Am ersten Tage nach der Systrophe hat er seine ursprüngliche Größe annähernd beibehalten, nach 3 Tagen war er etwas kleiner geworden. Er war 10,6  $\mu$  lang und 9,3  $\mu$  breit. Die Chloroplasten sind an diesem Zeitpunkt schon gelblich geworden und haben ihren Umfang ein wenig vermindert (Taf. VI, Fig. 18).

Der Entwicklungsverlauf nach der Isolation folgt in der Mehrzahl der Fälle dem Verhalten von Zelle 9, während Analoga zum Versuch mit Zelle 10 weitaus seltener sind.

Aus diesen beiden Fällen und noch einer großen Anzahl anderer Versuche, deren Beschreibung ich hier unterlasse, folgt, daß die Systrophe eine kurz vor dem Absterben der Zelle eintretende Erscheinung ist. Darauf deuten auch die bei der Systrophe gewöhnlich auftretende Verkleinerung und die Veränderung der Farbe der Chloroplasten hin. Nachdem in solchen Zellen das Plasma vollständig reduziert ist, erfolgt der Tod der Zelle wahrscheinlich infolge von Mangel an Nährstoffen. Das stimmt auch vollständig mit der Annahme einer chemotaktischen Anziehung der Chloroplasten durch den Kern überein, denn er ist noch als einziger Träger der Nährstoffe zu betrachten; seine Verkleinerung nach erfolgter Systrophe kann dadurch erklärt werden, daß die Chloroplasten ihm die Nährstoffe entziehen und daß er dadurch naturgemäß zu Grunde gehen muß. Daß die Chloroplasten, abgesehen von der Gruppierung an den Kern, noch zu anderen Gruppen an verschiedenen Stellen der Zelle sich vereinigen können, ersieht man auch aus dem ersten Beispiel. Außer der Anlagerung der Chloroplasten an den Kern sind hier noch 2 andere Gruppen zu sehen, nämlich rechts oben und links oben; außerdem liegt noch ein einzelner verirrter Chloroplast unter der linken Gruppe. Theoretisch kann die Bildung solcher Gruppen auch durch eine chemotaktische Wirkung einzelner leistungsfähig gebliebener Chloroplasten erklärt werden. Die anziehende Wirkung solcher nährstoffreicher Chloroplasten ist der des Kernes vollständig gleich zu setzen. Systrophe erfolgt im Licht wie im Dunkeln in gleicher Weise, doch kann man im Allgemeinen sagen, daß sie durch Verdunkelung in geringem Maße begünstigt wird.

## VI. Zusammenfassung.

Die wichtigsten Resultate sind folgende:

1. Die Palisaden- und Schwammparenchymzellen der Angiospermen lassen sich im isolierten Zustande auf festem Substrat, Agar, längere Zeit am Leben erhalten, z. B. die Zellen von *Viola lutea* var. *grandiflora* bis 2 Monate, die von *Thunbergia alata* bis 4 Monate.

2. Im Allgemeinen ist kein besonders großer Unterschied zwischen den Kulturen im Licht und im Dunkeln nachweisbar; die Lebensdauer wird durch Verdunkelung wenig beeinflusst, die Zellen von *Thunbergia* hingegen bleiben im Dunkeln etwas länger am Leben als am Licht.

3. Das Wachstum erfolgt auf zweierlei Weise; entweder nimmt die Zelle gleichmäßig nach allen Richtungen an Umfang zu, oder es werden an bestimmten Stel-

len der Zelle Fortsätze gebildet. Die erste Art des Wachstums wird durch KOH in schwacher Konzentration begünstigt.

4. In den Zellen von *Viola* beobachtet man Plasma-bewegung. Diese ist dadurch wahrnehmbar, daß entweder Plasmastränge von hyolinem Plasma gebildet werden, oder daß Körnchenströmung auftritt. Beide Arten der Bewegung sind kurz nach der Isolation sichtbar. Die Körnchenbewegung erreicht ihr Maximum erst nach 2 bis 3 Tagen und kann mehrere Tage hindurch fort dauern.

5. Bei *Viola* verändert der Kern seine Lage andauernd, besonders intensiv aber kurz nach der Isolation; diese intensive Lageveränderung dauert nur kurze Zeit und ist mit Gestaltveränderung des Kernes verbunden. Ich nehme einerseits an, daß der Kern an seiner Lageveränderung sich aktiv beteiligt, und daß die dabei auftretende Plasmaströmung eine sekundäre Erscheinung ist; andererseits kann diese Plasmaströmung doch auch bei der Kernwanderung mitwirken, da bei der schwachen Verschiebung des Kernes keine oder fast keine Gestaltveränderung desselben zu beobachten ist.

6. Die Form- und Lageveränderung der Chloroplasten ist mannigfach. In älteren Zellen werden die Chloroplasten meist gelb und klein und verändern ihre Form mannigfach. Sie sammeln sich zu Gruppen und um den Kern herum; das letztere tritt kurz vor dem Absterben der Zelle ein.

Herrn Prof. Dr. C. Schröter bin ich zu aufrichtigem Dank verpflichtet für das lebhafte Interesse, das er dieser Arbeit entgegen brachte.

Zürich, Bot. Museum d. eidg. techn. Hochschule.

## Literaturübersicht.

1. Haberlandt, G., Kulturversuche mit isolierten Pflanzenzellen. (Sitzungsber. d. Akad. d. Wissensch. Wien. Abt. I. Bd. 111. 1902. p. 69.)
2. Küster, E., Über die experimentelle Erforschung des Zellenlebens. (Naturw. Wochenschr. Bd. 24. 1909. p. 434.)
3. Tangl, E., Zur Lehre von der Kontinuität des Protoplasma im Pflanzengewebe. (Sitzungsber. d. Akad. d. Wissensch. Wien. Abt. I. Bd. 90. 1884. p. 10.)
4. Kretschmar, P., Über Entstehung und Ausbreitung der Protoplasmaströmung in Folge von Wundreiz. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 39. 1904. p. 273.)



5. Mereschkowsky, C., Über Natur und Ursprung der Chromatophoren im Pflanzenreiche. (Biol. Centralbl. Bd. 25. 1905. p. 593.)
6. — Theorie der zwei Plasmaarten als Grundlage der Symbiogenese, einer neuen Lehre von der Entstehung der Organismen. (Biol. Centralbl. Bd. 30. 1910. p. 278.)
7. Famintzin, A., Die Symbiose als Mittel der Synthese von Organismen. (Biol. Centralbl. Bd. 27. 1907. p. 353.)
8. — Die Symbiose als Mittel der Synthese von Organismen. (Bull. d. l'Akad. Imp. d. Scienc. d. St. Pétersbourg. 1912. H. 1. p. 51. [Russisch.])
9. — Die Symbiose als Mittel der Synthese von Organismen. (Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. 30. 1912. p. 435.)
10. Küster, E., Kultur der Microorganismen. Leipzig u. Berlin 1913. p. 107.
11. Richter, O., Die Ernährung der Algen. Leipzig 1911, p. 101.
12. Haberlandt, G., Über die Beziehungen zwischen Funktion und Lage des Zellkernes bei den Pflanzen. Jena 1887.
13. Küster, E., Über die Beziehungen der Lage des Zellkerns zu Zellwachstum und Membranbildung. (Flora. Bd. 97. 1907. p. 1.)
14. De Vries, H., Über die Bedeutung der Circulation und der Rotation des Protoplasma für den Stofftransport in der Pflanze. (Bot. Zeitg. Bd. 43. 1885. p. 1.)
15. Gaidukov, N., Weitere Untersuchungen mit Hilfe des Ultramikroskopes nach Siedentopf. (Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. 24. 1906. p. 155.)
16. Frank, B., Über die Veränderung der Lage der Chlorophyllkörner und des Protoplasmas in der Zelle und deren innere und äußere Ursachen. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 8. 1872. p. 216.)
17. Hauptfleisch, P., Untersuchungen über die Strömung des Protoplasmas in behüteten Zellen. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 24. 1892. p. 173.)
18. Bierberg, W., Die Bedeutung der Protoplasmarotation für den Stofftransport in den Pflanzen. (Flora. Bd. 99. 1909. p. 52.)
19. Němec, B., Über die Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 36. 1901. p. 80.)
20. Nawaschin, S., Über das selbständige Bewegungsvermögen der Spermakern bei einigen Angiospermen. (Österr. bot. Zeitschr. Bd. 59. 1909. p. 457.)
21. Němec, B., Die Reizleitung und die reizleitenden Strukturen bei den Pflanzen. Jena 1901.
22. Nestler, A., Über die durch Wundreiz bewirkten Bewegungserscheinungen des Zellkernes und des Protoplasmas. (Sitzungsber. d. Akad. d. Wissensch. Wien. Abt. I. Bd. 107. 1898. p. 708.)
23. Miehle, H., Über die Wanderung des pflanzlichen Zellkernes. (Flora. Bd. 88. 1901. p. 105.)
24. Ritter, G., Über Traumatotaxis und Chemotaxis des Zellkernes. (Zeitschr. f. Bot. Bd. 3. 1911. p. 1.)
25. Schürhoff, P., Das Verhalten des Kernes im Wundgewebe. (Beih. z. botan. Centralbl. Abt. I. Bd. 19. 1906. p. 359.)
26. Schweigler, J. H., Über traumatische Zellsaft- und Kernübertritte bei *Moricandia arvensis*. DC. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 48. 1910. p. 551.)
27. Senn, G., Die Gestalts- und Lageveränderung der Pflanzen-Chromatophoren. Leipzig 1908.

## Erklärung der Abbildungen.

Alle Abbildungen sind mit Mikroskop Leitz, Objektiv 7, mit Zeichenokular hergestellt worden. Vergrößerung 420.

### Tafel VI.

Fig. 1. Palisadenzelle von *Viola*. 20 Tage alt; gleichmäßig stark gewachsen.

Fig. 2—5. Palisadenzelle von *Viola*. Entstehung eines Fortsatzes.

Fig. 6—9. Palisadenzelle von *Viola*. Entstehung eines Fortsatzes und gleichmäßiges schwaches Wachstum der Zelle.

Fig. 10. Palisadenzelle von *Viola*. Gleichmäßig stark gewachsene Zelle mit großem neugebildeten Fortsatz.

Fig. 11. Palisadenzelle von *Thunbergia*. Umriss der Zelle.

Fig. 12. Palisadenzelle von *Thunbergia*. Dieselbe Zelle wie auf Fig. 11; stark gewachsen; 33 Tage alt; auf KOH-haltigem Substrat.

Fig. 13. Schwammparenchymzelle von *Thunbergia*. 35 Tage alt auf KOH-haltigem Substrat; etwas gewachsen.

Fig. 14. Schwammparenchymzelle von *Thunbergia*. Dunkelkultur. Die Zelle ist nach 30 Tagen abgezeichnet worden; sie blieb 98 Tage am Leben.

Fig. 15. Schwammparenchymzelle von *Thunbergia*. Dunkelkultur. Die Zelle ist nach 100 Tagen abgezeichnet worden; sie blieb 120 Tage am Leben.

Fig. 16 u 17. Palisadenzelle von *Viola*. Die erste Abbildung zeigt die Umriss der Zelle am Anfang; die zweite zeigt die gewachsene Zelle mit erfolgter Systrophe nach 14 Tagen.

Fig. 18. Palisadenzelle von *Viola*. Sechs Tage alte Zelle mit Systrophe.

### Tafel VII.

Fig. 1—12. Palisadenzelle von *Viola*. Zwölf aufeinander folgende Stadien des Kernes, abgebildet im Laufe von 30 Minuten, zur Zeit der intensiven Kernwanderung.

Fig. 13. Das dreizehnte Stadium derselben Zelle; 24 Stunden nach der Isolation.

Fig. 14a—f. Sechs aufeinander folgende Stadien des Kernes im Laufe von 20 Minuten zur Zeit der intensiven Kernwanderung.

Fig. 15—17. Palisadenzelle von *Viola*. Wanderung des seitlich gelagerten Kernes im Laufe von 10 Minuten.

Fig. 18. Umriss des Kernes kombiniert von Fig. 15 und 17.

# Anatomische Untersuchungen an Polsterpflanzen nebst morphologischen und ökologischen Notizen.

Von

Hans Hauri, St. Gallen (Schweiz).

Mit 16 Abbildungen im Text.

## 1. Einleitung.

Die Polsterpflanzen sind eines der weniger bekannten, aber auch eines der besten Beispiele für Konvergenz. In früheren Arbeiten schon<sup>1)</sup> wurde auf die morphologischen und ökologischen Seiten der Erscheinung eingegangen; die vorliegende Arbeit hat den Zweck zu zeigen, daß sich im Bau dieser Pflanzen auch weitgehende anatomische Konvergenzen zeigen. Die sämtlichen der Untersuchung unterworfenen Polsterpflanzen sind nämlich anatomisch als Xerophyten charakterisiert. Es war dies freilich schon aus deren Morphologie und Ökologie anzunehmen, doch wurde betont,<sup>2)</sup> daß erst eine größere anatomische Untersuchung die Richtigkeit dieser Annahme bestätigen könnte. Es wurden nun im Ganzen 73 Spezies von Radialvollkugelpolstern<sup>3)</sup> und 25 andere Polsterpflanzen auf anatomischen Bau des Blattes und so weit möglich auch des Stengels untersucht und das erwähnte Resultat gefunden. Es dürfte dasselbe für die ökologische Pflanzengeographie von Wert sein, die mit Polsterpflanzen als besonderer Lebensform ja viel zu tun hat.<sup>4)</sup> Es wird durch dieses Resultat wohl auch der Begriff der „physiologischen Trocken-

<sup>1)</sup> Hauri, *Anabasis aetioïdes* Moq. et Coss., eine Polsterpflanze der algerischen Sahara (mit einem Anhang, die Kenntnis der angiospermen Polsterpflanzen überhaupt betreffend). (Beih. z. bot. Zentralbl. Abt. 1. Bd. XXVIII.)

Hauri, H., u. Schröter, C., Versuch einer Übersicht der angiospermen Polsterpflanzen. (Englers bot. Jahrb. Bd. 50. Supplementbd., Festbd. f. A. Engler. p. 618 ff.)

<sup>2)</sup> Hauri, l. c. p. 84 u. Hauri u. Schröter, l. c. p. 622.

<sup>3)</sup> Vergl. über alle Bezeichnungen Hauri, l. c. p. 81 ff.

<sup>4)</sup> Vergl. Warming, *Oecology of Plants*. 1909. p. 11 u. 129.

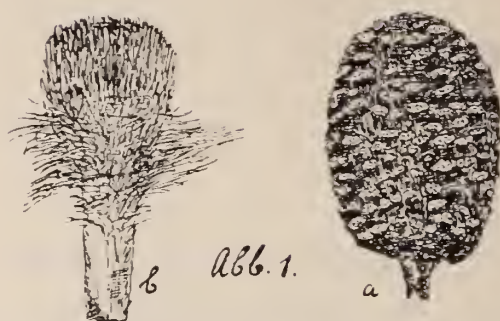


Abb. 1. *Raoulia bryoides*.  
a Säulchen 5:1, b Einzelblatt 13:1.



Abb. 2. *Raoulia Petriensis*.  
a Säulchen 3:1, b Einzelblatt 10:1.

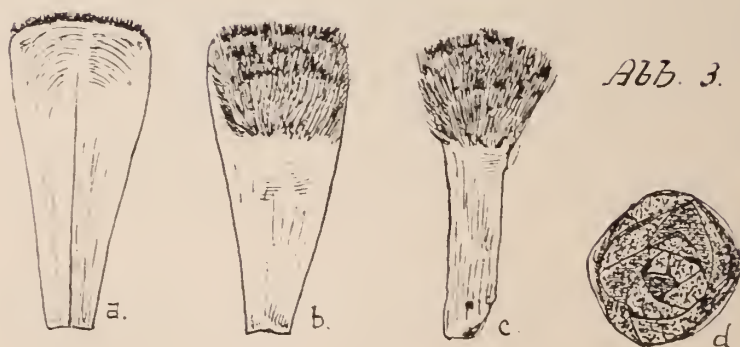


Abb. 3. *Raoulia Goyeni*.  
a Blatt von unten-außen 16:1, b u. c von oben-innen 16:1,  
d Säulchendurchschnitt 12:1.



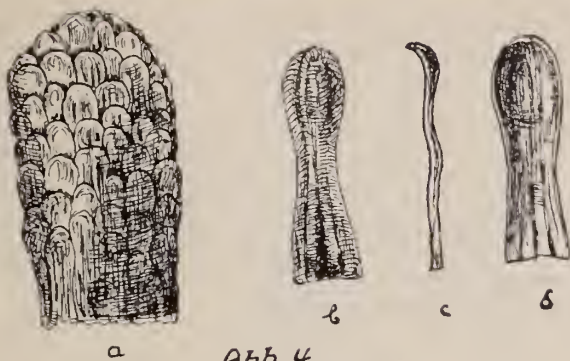


Abb. 4. *Lyallia kerguelensis*.  
a Blattsäulchen 3:1, b-d Blatt 6:1, b von außen, c von der Seite, d von innen.

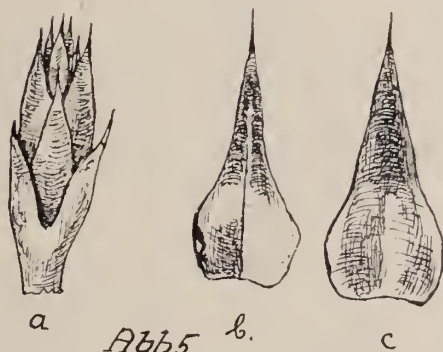


Abb. 5. *Colobanthus brevisepalus*.  
a Säulchenspitze 6:1, b Blatt von innen, c Blatt von außen, b u. c 10:1.

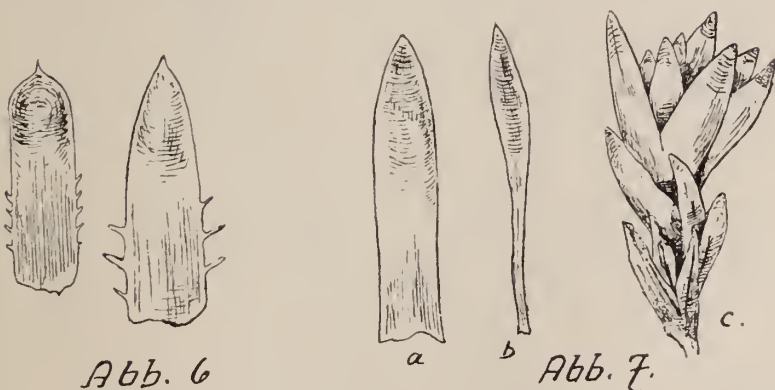


Abb. 6. *Saxifraga bryoides*. Blätter 9:1.

Abb. 7. *Alsine sedoides*.

c Sproßspitze 8:1. a u. b Blatt von außen und von der Seite 12:1.

heit“ wesentlich gestützt, denn die xerophytischen Polsterpflanzen bewohnen in großer Zahl physikalisch nasse Standorte<sup>1)</sup>. Die in den genannten Arbeiten auch schon aufgeworfene Frage, ob sich eventuell neben der Konvergenz zum Xerophytismus noch andere Konvergenzen finden möchten, ist nunmehr ebenfalls in bejahender Weise zu beantworten möglich geworden. Es hat sich nämlich gezeigt, daß wenigstens teilweise eine Konvergenz zu einem besonderen Typus mechanischen Banes sich in dieser Lebensform entwickelt hat. Mit der Darstellung der anatomischen Untersuchungsergebnisse verbinden sich gelegentliche ergänzende Mitteilungen morphologischer Art.

## 2. Zur Morphologie des Blattes.

(Nachtrag zu den früheren Arbeiten; vergl. Einl.)

Die Blätter der Polsterpflanzen sind stets klein, 1 cm Länge wird kaum überschritten. Ihrer Form nach sind sie meist schmal-länglich oder breit-stengelumfassend. Am Grund sind sie bei beiden Formen meist dünn, oft häutig, an der Spitze vielfach dicklich, dabei bald mehr abgeflacht, bald mehr keulenförmig. Immer sind sie ohne eigentlichen Stiel. Mit wenigen Ausnahmen (einige Azorellen) sind sie einfach, ungeteilt und ganzrandig.

Feste Verbindung des Blatts mit dem Stengel ist möglich besonders dadurch, daß sich die kleinen Blätter eng um den Stengel anlegen, sodann dadurch, daß sich die einzelnen Blätter basal und auch seitlich stark decken und so gegenseitig Halt geben (imbrikate Beblätterung, vergl. die Abb. 1—10). Diese Art der Beblätterung ist durch Schaffung windstiller Räume zwischen den Blättern zweifellos ein Mittel gegen zu starke Transpiration des einzelnen Blattes, also eine xerophytische Anpassung, zugleich aber trägt sie wesentlich zur wechselweisen Verfestigung der einzelnen Blätter bei. Es gibt übrigens eine Reihe von speziellen Einrichtungen zur gegenseitigen Verfestigung der Blätter von denen einige noch genannt sein sollen, da dieser Punkt in früheren Arbeiten vernachlässigt wurde:

a) Kanten und Rippen resp. Rinnen und Vertiefungen auf den verschiedenen Seiten der Blätter, so daß das untere und obere Blättchen am Säulchen gut ineinandergreifen. Beispiele: *Colobanthus brevisepalus*, Abb. 5; *Psammotropha quadrangularis*, Abb. 10; *Benthamiella montana*, Abb. 11.

b) Höhlung des ganzen Blattes oder der Spitze desselben. Beispiele: *Lyallia kerguelensis*, Abb. 4; *Valeriana sordifolia*; *Raoulia Petriensis*, Abb. 2; *Benthamiella montana*; *Succaridophytum officinale*; *Draba perfoliata*.

<sup>1)</sup> Vergl. Hauri u. Schröter, l. c. p. 652 ff.

c) Seitliche Flügel (seitliche Gebilde am Blatt, bestehend in einer nur aus den beiden Epidermen gebildeten Haut) und

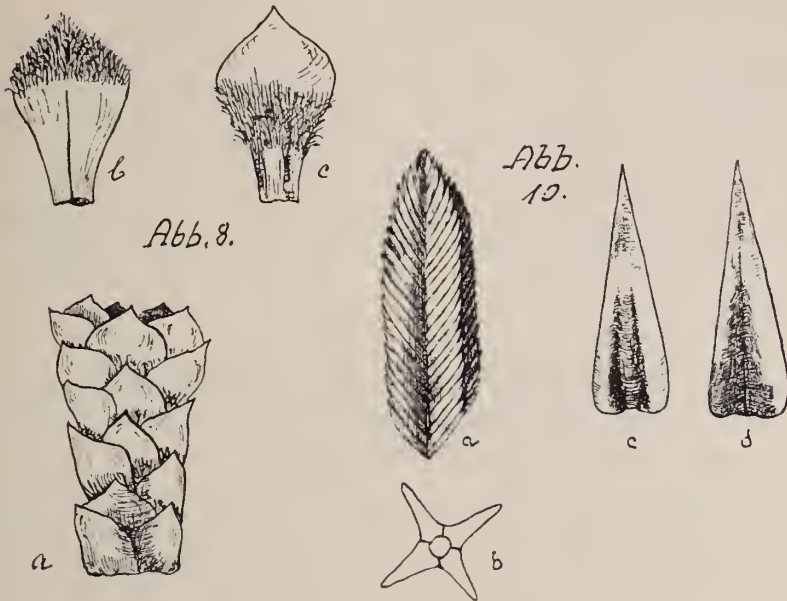


Abb. 8. *Pterygopappus Laurenci*.

a Sproßspitze 4:1, b Blatt von innen-oben, c Blatt von außen-unten 7:1.

Abb. 9. *Verbena caespitosa*. Blatt 9:1.

Abb. 10. *Psammotropa quadrangularis*.

a Blattsäulchen, b schemat. Querschnitt durch dasselbe, c Blatt von oben-innen, d dasselbe von unten-außen.

Abb. 11. *Benthamiella montana*.

Blatt von den beiden Seiten 14:1.

steife Haare, so daß ein besseres gegenseitiges Sichbedecken der Blätter zustandekommt. Beispiele: Haare: *Draba pectinata*,

*rigida*, *bryoides*; *Benthaniella montana*; *Saxifraga bryoides* und *oppositifolia*. Abb. 6; Flügel: *Arenaria musciformis*; *Thylacospermum rupifragum*, Abb. 12; *Pterygopappus Laurenci*, Abb. 8.

d) Lokale Behaarung der Blätter; hierher die meisten Fälle von partieller Behaarung, die im Verzeichnis aufgeführt sind. Die Haare füllen die Lücken zwischen den Blättern, lassen Verschiebungen weniger zu und erhöhen so die Verfestigung der Blätter. Beispiele: *Roonlia Goyeni*, *bryoides*; *Pterygopappus Laurenci*, Abb. 3 und 8, n. v. a.

Die Behaarung der Polsterpflanzenblätter dürfte überhaupt unter diesem Gesichtspunkt betrachtet werden (vergl. S. 286).

### 3. Verzeichnis der untersuchten Polsterpflanzen und Ergebnisse der anatomischen Untersuchungen.

Radialvollkugelpolster sind uns<sup>1)</sup> 200 Arten in 47 Gattungen und in 26 Familien bekannt. Anderweitige Polsterarten noch 138 Arten. Untersucht wurden nur von den Radialkugelpolstern 73 Arten in 29 Gattungen und in 16 Familien. Dazu ca. 25 anderweitige Polster. Auf Grund dieser Untersuchungen sind nun wohl, was die am meisten in Betracht kommenden Radialkugelpolster betrifft, einige allgemeine Schlüsse berechtigt. Alle Polsterpflanzen anatomisch zu untersuchen, wäre des Mangels an Material und der Eintönigkeit solcher Arbeit wegen nicht möglich gewesen.<sup>2)</sup>

Untersuchte Nicht-Radialkugelpolster sind in ( ) gesetzt.

Für Vermittelung von Material aus dem Herbarium generale in Zürich bin ich Herrn Prof. Dr. Rickli zu Dank verpflichtet. Herr Prof. Dr. C. Schröter hat mir Material aus Genf, Lausanne, Kew, Upsala und Petersburg verschafft. Auf ihn und seine schöne Polsterpflanzenammlung geht auch die Anregung zu dieser Arbeit zurück. Auch ihm sei der beste Dank ausgesprochen.

Abkürzungen: — nicht untersucht; ? nicht zu entscheiden gewesen; sch. v. = schwach verdickt; v. = mittelstark verdickt; s. v. = stark verdickt; p. oder part. = partiell. Anordnung der Familien systematisch, der Arten innerhalb derselben alphabetisch. Betr. Nomenklatur, vergl. Hauri und Schröter l. c.

<sup>1)</sup> Hauri u. Schröter; l. c. p. 652.

<sup>2)</sup> Einige wenige Spezies wurden nicht selbst untersucht, sondern die Angaben anatomischer Art den zitierten Autoren entnommen.



Familie und Spezies	Be- haarung	Epi- dermis	Palisaden- Reihen	Bast im Blatt	Bast im jungen Steng.	Bemerkungen
<b>Monocotyledonen</b>						Den dicotylen Polstern nur ähnlich, nicht gleichwertig.
<b>(Cyperaceae)</b>						
( <i>Oreobolus pectinatus</i> )	0	v.	0	ja	nein	
( <i>" Pumilio</i> )	0	v.	0	ja	nein	
<b>(Centrolepidiaceae)</b>						
( <i>Gaimardia pusilla</i> )	—	v.	—	—	—	Epidermis u. Mark ver- holzt, nach Reiche.
<b>(Juncaceae)</b>						Epid. verh. n. Reiche. Epidermisaußenwand verholzt.
( <i>Distichia muscoides</i> )	0	v.	2—3	ja	kaum	
( <i>" clandestina</i> )	0	v.	—	—	—	
( <i>Oxychloë andina</i> )	0	v.	0	ja	kaum	
<b>Dicotyledonen</b>						
<b>Chenopodiaceae</b>						
<i>Anabasis aetioïdes</i>	part.	4—5- schichtig	1	ja	nein	Ein Extrem!
<b>Aizoaceae</b>						
<i>Psammotropa</i> <i>quadrangularis</i>	0	s. v.	kaum	nein	nein	Mark verholzt.
<b>Portulacaceae</b>						
<i>Hectorella caespitosa</i>	0	sch. v.	0	nein	nein	nach Reiche.
( <i>Calandrinia rupestris</i> )	—	s. v.	—	nein	nein	
<b>Garyophyllaceae</b>						
<i>Alsine sedoides</i>	0	s. v.	2—3	ja	nein	*) Epidermis seitlich Flügel bildend. **) teilw. reicht Blatt- bast noch in den jung. Stengel hinunter, äl- terer Stengel kein Bast.
<i>" aretioides</i>	0	s. v.	1—2	ja	nein	
<i>Arnaria musciformis</i>	0	s. v. *)	1	ja	**) —	
<i>" obtusa</i>	0	v.	2—3 schw.	ja	nein	
<i>" polytrichoides</i>	0	s. v.	"	ja	nein	
<i>" tetraquetra</i>	0	s. v.	"	ja	nein	
<i>Colobanthus</i>						
<i>" brerisepalus</i>	0	v.	geg. d. Sp. zu schwach	nein	nein	
<i>" muscoides</i>	0	v.	"	nein	nein	Verholzungen: Epid. (excl. <i>Billard.</i> ) Mark v. <i>brevisepalus</i> . Die alten Blätter (viel- fach inclus. Paren- chym bei allen Spe- zies).
<i>" subulatus</i>	0	v.	"	nein	nein	
( <i>" Billardieri</i> )	0	v.	"	nein	nein	
( <i>" Lechleri</i> )	0	v.	"	nein	nein	
<i>Gypsophila aetioïdes</i>	0	sch. v.	schwach	nein	nein	Ein Extrem!
<i>Lyallia kerguelensis</i>	0	sch. v.	kaum	ja	nein	Epid. verholzt.
<i>Paronychia pulvinata</i>	schwach	s. v.	schwach	nein	nein	
( <i>Pycnophyllum bryoïdes</i> )	part.	v.	?	nein	nein	
<i>Silene acaulis</i>	0	v.	1—3	ja	nein	
<i>" excapa</i>	0	v.	1—2	ja	nein	
<i>Thylacospermum</i> <i>rupifragum</i>	0	v.	1 schwach	nein	nein	
<b>Cruciferae</b>						
<i>Draba acaulis</i>	dicht	sch. v.	schwach	nein	nein	*) wahrsch. Reste vom Blatt.
<i>" uivalis</i>	ja	v.	partiell	ja	nein	
<i>" pectinata</i>	schwach	v.	2—3 schw.	ja	nein(?)	
( <i>" polytricha</i> )	dicht	sch. v.	—	nein	nein	
<i>" rigida</i> var. <i>bryoïdes</i>	schwach	v.	schwach	nein	—	
(( <i>" scabra</i> )	schwach	s. v.	?	?	nein	
<i>" turgida</i>	schwach	v.	schwach	ja	ja ? *)	
<i>" vesicaria</i> )	dicht	sch. v.	?	nein	nein	

Familie und Spezies	Be- haarung	Epi- dermis	Palisaden- Reihen	Bast im Blatt	Bast im jungen Steng.	Bemerkungen
<b>Saxifragaceae</b>	**)			*)		***) Von den wenige Drüsenhaaren wu abgesehen.
<i>Saxifraga aetioïdes</i>	0	s. v.	1 schwach	ja	nein	*) Bast d. Saxifrage wenn vorhanden o schlecht ausgebilde in d. Regel nicht ve holtz.
" <i>aspera</i> var.	schw., grob	sv. — v.	0	nein	nein	
" <i>bryoides</i>	bewimpert	v.	1—3	ja	nein	
" <i>caesia</i>	0					
" <i>decipiens</i> var.	gr. bewimp.	sv. — v.	?	(?) nein	nein	
<i>grönlandica</i> f. <i>compacta</i>	0	v.	0	ja	nein	
<i>Saxifraga diapensioïdes</i>	0	v.	0	nein	nein	
" <i>exarata</i>	0	v.	?	(?) ja	nein	
" <i>Jaquemontiana</i>	0	v.	0	ja	nein	
" <i>imbricata</i>	0	v.	0	ja	nein	
" <i>marginata</i>	0	s. v.	1 schwach	ja	nein	
" <i>moschata</i>	0	v.	1 schwach	nein	nein	
" <i>oppositifolia</i>	schwach	s. v.	schwach	ja	nein	
" <i>Spruneri</i>	0	v.	0	ja	nein	
" <i>valdensis</i>	0	v.	schwach	(?) ja	nein	
" <i>Vandelii</i>	0	s. v.	0	ja	nein	
<b>Thymeleaceae</b>						
( <i>Drapetes mucosus</i> )	borstlich	v.	0	nein	nein	*) nein gerechnet, we Reiche Bast scho genannt hätte.
<b>Oxalidaceae</b>						Keine verholzten El mente im Stengel.
<i>Oxalis bryoides</i>	sehr dicht	schwach	—	—*)	nein	n. Reiche. Extren
" <i>compacta</i>	sehr dicht	"	—	—	nein	
<b>Umbelliferae</b>						
<i>Azorella caespitosa</i>	0	s. v.	gut	ja	nein	Alle <i>Azorella</i> blätte haben Collenchyr
( " <i>corymbosa</i> )	0	v.	?	ja	nein	mittelrippen u. z.
" <i>filamentosa</i>	0	v.	?	nein	nein	Seitenrippen(Epide
( " <i>Gilliesii</i> )	0	v.	kaum	ja	ja	male Verstärkung).
" <i>glebaria-gumifera</i>	0	sch. v.	0	ja	nein	
( " <i>lycopodioides</i> )	0	s. v.	0	nein	nein	
" <i>madreporeica</i>	ob. borstl.	—	—	—	—	nach Goebel.
" <i>monanthos</i>	0	sch. v.	wenig	ja	nein	
( " <i>pedemontana</i> )	0	v.	gut	ja	nein	
" <i>pulvinata</i>	0	v.	an d. Spitze schwach	ja	nein	
" <i>Selago</i>	0	sch. v.	gut	nein	nein	nach Ternetz.
( <i>Laretia acaulis</i> )	0	s. v.	gut	nein	nein	
<i>Mulinum cryptanthum</i>		2-schichtig				
" <i>pulvinare</i>	0	s. v.	gut	ja	ja *)	*) linsenförmig im Stengel eingelager
<b>Primulaceae</b>						
<i>Androsace helvetica</i>	dicht	sch. v.	0	nein	nein	
( " <i>glacialis</i> )	schwach	sch. v.	0	nein	nein	
<b>Borraginaceae</b>						
( <i>Eritrichium nanum</i> )	stark, grob	v.	2	nein	nein	
<b>Verbenaceae</b>						
<i>Verbena caespitosa</i>	stark	v.	1—2	ja	nein	
<b>Solanaceae</b>						
<i>Benthamiella montana</i>	schwach	s. v.	bis 3	ja	nein	
<i>Saccardophytum</i>						
" <i>pycnophylloides</i>	0	v.	1 schwach	ja	nein	
" <i>Azorella</i>	0	v.	?	ja	nein	
<b>Scrophulariaceae</b>						
<i>Veronica pulvinaris</i>	randlich gr. bewimp.	sch. v.	0	nein	ja	

Familie und Spezies	Be- haarung	Epi- dermis	Palisaden- Reihen	Bast im Blatt	Bast im jungen Steng.	Bemerkungen
<b>Valerianaceae</b>						
<i>Aretiastrum sedi- folium</i> = <i>Valeriana sedifolia</i>	0	s. v.	1 schwach	nein	nein	
<b>Candollaceae</b>						
<i>Phyllachne clavigera</i>	0	s. v.	0	nein	nein	
" <i>Colensoi</i>	0	s. v.	0	nein	nein	
" <i>uliginosa</i>	0	s. v.	0	nein	nein	
<b>Compositae</b>						
<i>Abrotanella emarginata</i>	0	s. v.	1	ja	nein	
" <i>forsterioides</i>	0	s. v.	1 (Spitze)	ja	nein	Mark verholzt.
<i>Bryomorpha Zeyheri</i>	s. dicht	v.	?	ja	nein	Mark verholzt.
<i>Lucilia aretioides</i> ( <i>Pterygopappus</i> <i>Lawrenci</i> )	s. dicht part.	v. v. *)	0	nein	nein	*) besonders wo nicht behaart.
<i>Raoulia</i>						
" ( <i>australis</i> )	p. seidig	sch. v.	?	nein	nein	Markzellen verdickt u. verholzt bei allen Spezies.
" <i>bryoides</i>	p. wollig	sch. v.	?	nein	nein	
" <i>eximia</i>	"	sch. v.	?	nein	nein	
" <i>Goyeni</i>	"	sch. v.	?	nein	nein	
" ( <i>grandiflora</i> )	fast 0	v.	Spitzeschw.	ja	nein	
" <i>Haastii</i>	0	v.	?	nein	nein	
" <i>Hectori</i>	part. sch.	v.	?	ja	nein	
" <i>lutescens</i>	p. seidig	v.	1	nein	nein	
" <i>mamillaris</i>	p. wollig	sch. v.	?	nein	nein	
" <i>Parkii</i>	p. seidig	s. v.	1	nein	nein	
" <i>Petriensis</i>	"	v.	1(-2)	nein	nein	
" <i>rubra</i>	behaart	sch. v.	?	nein	nein	
" ( <i>tenuicaulis</i> )	p., schw.	v.	1	nein	nein	
( <i>Senecio eracoides</i> )	s. dicht	v.	?	gut	ja	
<i>Werneria humilis</i>	part.	v.	1 gut	nein	nein	

#### 4. Die Konvergenzen im anatomischen Bau der Polsterpflanzen.

Unter Konvergenz, einer Erscheinung, die im Pflanzenreich besonders schöne Beispiele aufweist, versteht man ein „Zusammenneigen“, ein „Sichannähern“ der Pflanzen verschiedener Verwandtschaftskreise in morphologischer und anatomischer Beziehung. Es kann dasselbe so stark werden, daß man ohne genauere Untersuchung der reproduktiven Organe die genetischen Beziehungen absolut nicht mehr eruieren kann. Standorte und Lebensweise haben diese Organismen, die eine gemeinsame Ökologie aufweisen, eine gemeinsame äußere und innere Form der vegetativen Organe gegeben — die reproduktiven sind davon weniger betroffen worden. So muß nach den gegenwärtig allgemein herrschenden Auffassungen die Konvergenz beurteilt werden.

Man kann bei genauerer Bestimmung des Begriffs Konvergenz nun aber zwei Seiten an demselben unterscheiden und in Anlehnung an Detto<sup>1)</sup> sagen: Konvergenz bedeutet entweder: einen Zustand, eine gegenwärtig zu konstatierende Tatsache (Ökologismus) oder aber: einen Vorgang, ein Werden, das sich freilich nur höchst langsam vollzieht oder vollzogen hat.

Die vorliegende Arbeit befaßt sich nur mit dem Zustand. Sie beschreibt denselben, wie schon andere Beispiele von Konvergenz beschrieben worden sind, so die Succulenten, Ruten-gewächse usw. Dabei ist die Meinung aber immer die, gerade diese merkwürdigen Beispiele, die als auffällige Anpassungen zu

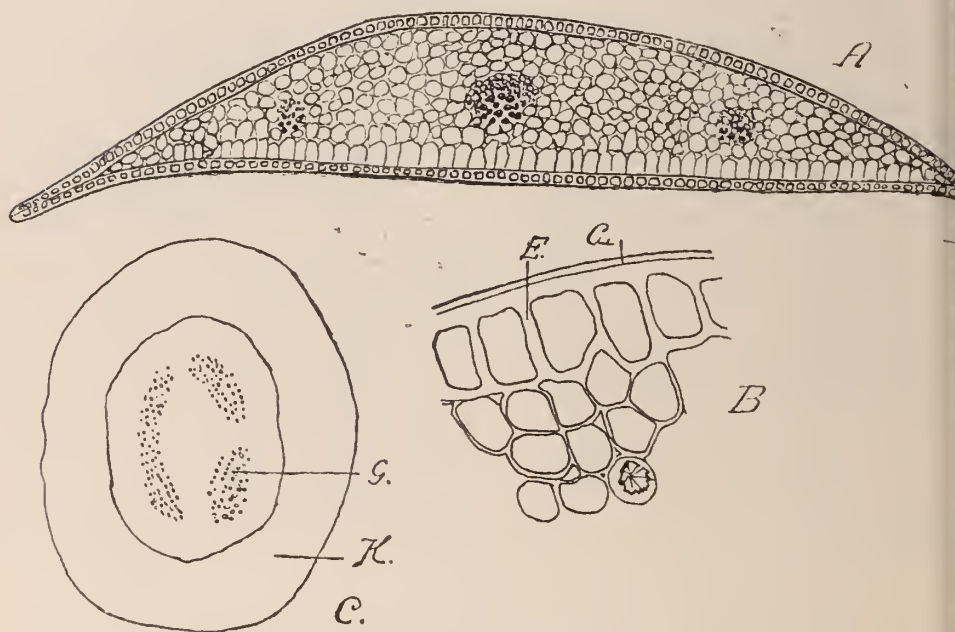


Abb. 12. *Thylacospermum rupifragum*.

Typus I. Nur peripherisch verstärktes Blatt.

A Querschnitt durch das Blatt (Vergr. 250×). B Blatttrand (E = Epidermis, Cu = Cuticula [Vergr. 60×], C Querschnitt durch den Stengel (G = Gefäße, K = Kork; Vergr. 60fach).

beurteilen sind, dürfen uns nie das Ziel vergessen lassen, auch die Frage nach dem Werden dieses Zustands zu stellen. Die Frage, wie Strukturen konvergenter Art, insbesondere wenn sie als zweckmäßig beurteilt werden müssen, entstehen, bleibt das zentrale Problem biologischer Forschung.

Etwa gegebene ökologische Erklärungen — dies sei betont — sollen keine kausalen sein. Die Frage, ob und was eine

<sup>1)</sup> Detto, Theorie der direkten Anpassung. 1904. p. 29 ff.



Struktur nützt, ist vollkommen unabhängig von der Frage, wie sie entstanden sei. Die letztere Frage ist zweifellos schwieriger zu beantworten, wenn auch interessanter; die erstere zu stellen ist jedoch für die Pflanzengeographie notwendig und wohl auch eher und leichter zu lösen.

### A. Die Konvergenz zum xerophytischen Bau.

Die ganze Gestaltung der Polsterpflanzen bringt es mit sich, daß eigentlich nur die Blätter den klimatischen Einflüssen direkt ausgesetzt sind. Die xerophytische Anpassung äußert sich denn auch vorzüglich im anatomischen Bau des Blattes. Der Bau des Stengels zeigt im allgemeinen keine besonderen Anpassungen, wenn man nicht dessen starke Korkbildung als solche betrachten will (s. u.).

Was die **Blätter** betrifft, so ist schon auf die Bedeutung von deren Form und Anordnung hingewiesen worden.

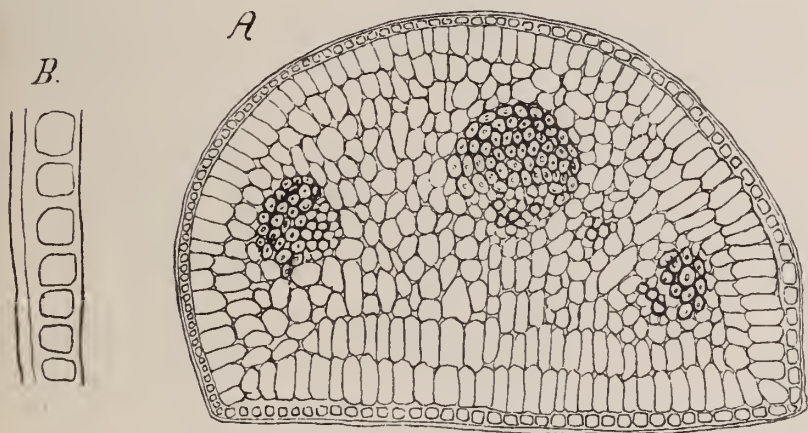


Abb. 13. *Dracophyllum muscoïdes*.

Typus II. Central und peripherisch verstärktes Blatt. A Querschnitt durch das Blatt. Starke Bastbelege und typische Ausbildung der Palisaden (Vergr. 100×)

B Epidermis mit Kutikula (Vergr. 400×).

Behaarung ist vielfach als xerophytisches Merkmal angesprochen worden, andererseits sollte sie auch besonders nach Oettli<sup>1)</sup> als mechanisches Schutzmittel gegen das Eisnadelgebläse des Windes in den Alpen dienen, womit man wohl auch die Wirkung gegen das Sandgebläse der Wüstengegenden in Parallele setzen dürfte. Eine Wirkung in der einen oder anderen Art mag vorhanden sein, doch ist sie schwer einzuschätzen. Man darf sie wohl nicht zu hoch einschätzen. Insbesondere dem zweitgenannten Faktor gegenüber ist wohl eine solide, harte und glatte Epidermis ebenso brauchbar (Beispiel: *Anabasis aethioides*). Behaarung ist nun im allgemeinen bei den Polsterpflanzen gar nicht so sehr verbreitet. Von den daraufhin untersuchten 73 Arten von Radial-

vollkugelpolstern waren unbehaart: 44 Arten, also 60 Proz.; schwach oder nur partiell behaarte Blätter zeigten 20<sup>1)</sup> Arten, also 27 Proz. und dicht behaart waren nur 9 Arten oder 13 Prozent. Der Großteil der guten Polsterpflanzen ist also unbehaart und Behaarung spielt nicht die große Rolle, die man erwarten könnte. (Von 24 Nicht-Radialkugelpolstern waren 12 = 50 Proz. unbehaart, 8 = 33 Proz. partiell oder schwach behaart und 4 = 17 Proz. stark behaart.)

Die Epidermis der untersuchten Blätter ist ausnahmslos xerophytisch gebaut. In vielen Fällen ist sie sogar sehr stark verdickt und kutikularisiert. Ihre solide Beschaffenheit zeigt sich schon beim Anfertigen der mikroskopischen Schnitte. Eine aber auch nur im Vergleich zu den übrigen untersuchten Pflanzen relativ schwache Epidermis ist mit wenigen Ausnahmen nur bei behaarten Arten gefunden worden, die in der Behaarung einen gewissen Ersatz haben mögen. Die Verstärkung der Epidermis ist übrigens stets lokal verschieden, insofern, als die freistehenden Stellen der Blätter, besonders die Spitzen, stets im Vergleich zu den bedeckten Basen stärker gebaut sind. Wie aus dem Verzeichnis hervorgeht, weisen 78 Prozent aller untersuchten Arten mittel bis stark verdickte Epidermisaußenwände auf (vergl. Abb. 12–16).

Auf einen zahlenmäßigen Ausdruck der Verdickungsstärke wurde verzichtet, da dies bei der beschränkten Menge und dem vielfach schlechten Zustand des Materials sich nicht hätte allgemein durchführen lassen. Eine Beleuchtung der lokal verschiedenen Epidermisausbildung wird vielleicht für einzelne Typen noch in einer besonderen Arbeit erfolgen.

Es bleibt im einzelnen Fall dahingestellt, ob die Verstärkung mehr dem Verdunstungsschutz oder mehr der mechanischen Verstärkung des Blattes dient. Es dürfte so wie so nie ausschließlich nur die eine oder die andere Wirkung in Betracht kommen.

Es mögen daher gleich an dieser Stelle einige Besonderheiten der Ausbildung der Epidermen erwähnt werden, ob schon sie teilweise mehr beim Abschnitt über mechanische Konvergenz stehen müßten.

Verzahnungen der Epidermiswände durch besonders schöne, wellige Ausbuchtung der Wände derselben sind nicht selten. Beispiele: *Alsine sedoïdes* und *aretioïdes*, *Arenaria* 3 Spezies, *Colobanthus* 5 Spezies, *Dracophyllum muscoïdes*, *Oreobolus* 2 Spezies.

Mehrschichtige Epidermis findet sich bei *Anabasis aretioïdes* (4 Schichten) und *Laretia acaulis* (2 Schichten).

Verholzte Epidermis findet sich bei *Colobanthus* 5 Spezies, *Arenaria polytrichoides*, *Oxychloë andina* und *Pycnophyllum bryoides*.

Bei *Arenaria musciformis* und *polytrichoides* zeigt sich die Epidermis seitlich an den Flanken und in einer Mittelrippe be-

<sup>1)</sup> 4 dieser 20 Arten, *Raoulia*spezies, sind an der Spitze so dicht behaart, daß man sie event. zu den 9 behaarten rechnen könnte.

sonders stark verdickt (Leisten verstärkter Epidermis in der Längsrichtung des Blattes).

Als xerophytische Anpassung darf wohl auch die Ausbildung von Palisaden in zahlreichen Polsterpflanzenblättern betrachtet werden. Solche wurden vielfach beobachtet, ohne daß es möglich wäre, zu behaupten, daß sie allen nicht genannten Arten

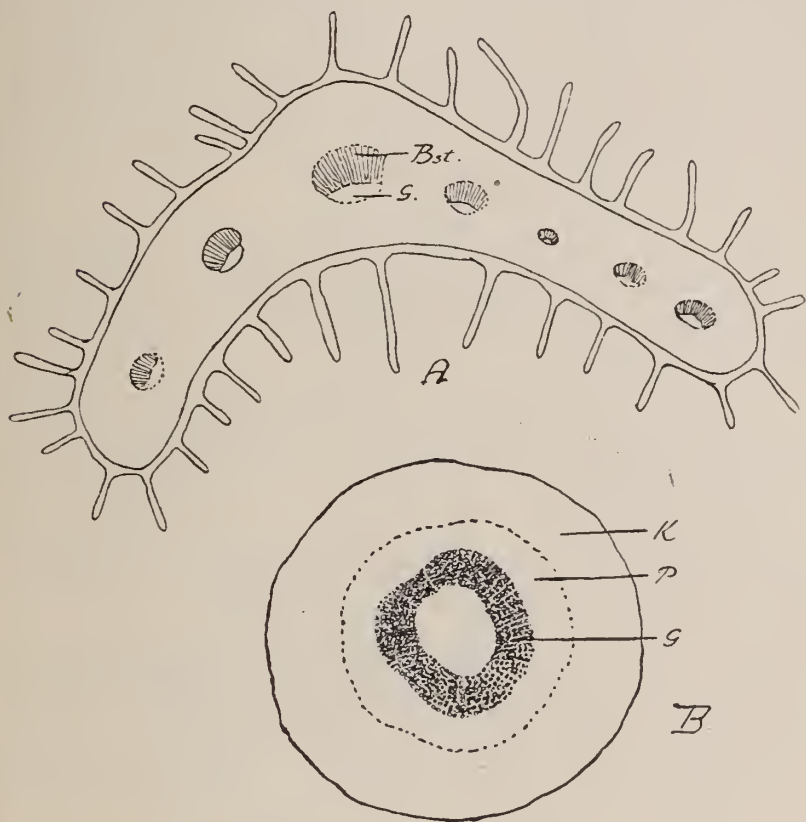


Abb 14. *Verbena caespitosa*.

Typus II (behaart). A Querschnitt durch das Blatt. Bastbelege auf allen Bündeln (Bst = Bast, G = Gefäßbündel; Vergr. 100  $\times$ ). B Querschnitt durch den Stengel (K = Kork, P = Parenchym, G = Gefäße in geschlossenem Zylinder; Vergr. 25  $\times$ ).

fehlte, da das Material diese Frage nicht immer sicher zu beantworten erlaubte.

Palisadenbildung in mehreren oder einer sehr guten Schicht wurde beobachtet in 17 Radialkugelpolstern, in weniger guter, aber noch deutlich zu konstatierender Art bei 27 solchen. Die Oberseite des Blattes, d. i. die dem Lichte bei etwas auswärts vom Stengel weg gebogener Blattform am meisten ausgesetzte Partie

des Blattes, zeigte besonders oft und besonders deutliche Palisaden-  
ausbildung (vergl. Abb. 12, 13 und 15).

Die in vielen Fällen vorhandene dickliche, fleischige Aus-  
bildung der Blätter (ähnlich wie bei *Anabasis aetioïdes*) läßt ver-  
muten, daß wohl in manchen Fällen einige Zellen oder Partien  
als Wassergewebe dienen. Der Zustand des Materials erlaubte  
sichere Konstatierungen nicht. — Eine **Wasserspeicherung** findet  
zweifelloos vielfach insofern statt, als (ähnlich wie bei den Rosetten-  
pflanzen) die unteren, älteren Blätter der imbrikaten Säulchen in  
der Lage sind, im Notfall Wasser an die jüngeren, die Vegetations-  
spitze umgebenden Blätter abzugeben. Auch diese Fähigkeit dürfte  
als xerophytisches Merkmal angesehen werden. Ich habe diesen  
Punkt bei den alpinen Arten verschiedentlich verfolgt, es gilt das  
Gesagte sicher auch für andere Arten.

Verholzung wird vielfach als eine Folge xerophytischer  
Standorte und Lebensverhältnisse betrachtet. Eine Anzahl von  
Polsterpflanzen zeigen Verholzungen der Epidermis, des Blattes,  
des Markes in den Stengeln und insbesondere ist meist der Bast  
der Blätter verholzt. Für die erstgenannten Verholzungen seien  
als Beispiele genannt:

Epidermisverholzung (ganz oder teilweise): *Colobanthus*  
4 Spezies, *Arenaria polytrichoides* als Radialkugelpolster; *Gaimardia*  
*pusilla*, *Oxychloë andina*, *Pycnophyllum*, *Colobanthus* 1 Spezies als  
sonstige Polsterformen.

Markverholzung: Alle *Raoulia* spez. *Bryomorpha Zeyheri*,  
*Abrotanella forsterioides*, *Dracophyllum muscoïdes*, *Colobanthus*  
*breviscapus*, *Psammotropha quadrangularis*: als Nicht-Radialkugel-  
polster: *Gaimardia pusilla*.

Die starke und frühzeitige Bildung von **Kork** in den  
jungen Stengeln darf wohl ebenfalls bei der Besprechung der  
xerophytischen Merkmale genannt werden. Sie sichert frühzeitig  
den Stengel vor Wasserverlusten auch nur minimaler Art (s. w. u.).

In Blättern und Stengeln findet sich vielfach **Kalziumoxalat**  
in Kristallen. Ohne auf dieses besonders zu fahnden, fiel es mir  
auf in folgenden Arten, z. T. in ganz extremen Mengen:

*Anabasis aetioïdes*; *Arenaria* 2 Spezies.; *Alsine* 2 Spezies;  
*Azorella* 5 Spezies; *Benthamiella montana*; *Colobanthus* 1 Spezies;  
*Gypsophila aetioïdes*; *Lyallia kerguelensis*; *Paronychia pulvinata*;  
*Raoulia bryoides*; *Saccardophytum pycnophylloïdes*; *Silene acaulis*;  
*Thylacospermum rupifragum*.

Ob dieses Auftreten mit physiologischen Eigentümlichkeiten  
zusammenhängt, kann vorläufig nicht entschieden werden.<sup>1)</sup>

Alles in allem bestätigt die anatomische Untersuchung in  
weitgehender Weise die **Richtigkeit der Auffassung der Polster-  
pflanzen als Xerophyten im weiteren Sinne**, d. h. als an Trocken-  
heit aus irgendwelchen Gründen angepaßter, für Wassersparsamkeit  
einggerichteter Pflanzen.

<sup>1)</sup> Vergl. Hauri, l. c. p. 31ff.



## B. Die Konvergenz im mechanischen Bau.

Schon früher<sup>1)</sup> wurde auf eine Bemerkung von Diels<sup>2)</sup> verwiesen, wo dieser von einer Verlegung des mechanischen Gewebes aus dem Stengel in die Blätter spricht, die gewisse Pflanzen von polsterartigem Wuchs auszeichne. Etwas Derartiges wurde auch bei *Anabasis aethioides* nachgewiesen und die mechanische Wirkung dieser Strukturen besprochen.<sup>3)</sup> Ein mächtiger Baststrang in Verbindung mit einer sehr soliden Epidermis gibt bei dieser Pflanze den Blättern eine so bedeutende Festigkeit, daß diese dicht auf-

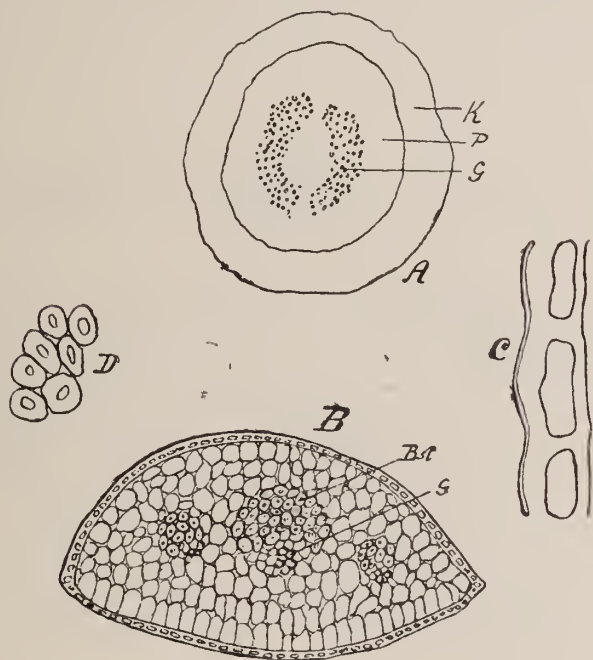


Abb. 15. *Alsine sedoides*.

Typus II. A Querschnitt durch den Stengel (Zeichen wie Abb. 14). B Blattquerschnitt (Vergr. 40 X). C Epidermis (Vergr. 400 X). D Bastzellen (Vergr. 400 X).

einander liegenden Organe feste Säulchen bilden und der von ihnen umgebene junge Stengel eine besondere Festigung nicht mehr notwendig hat.

Bei der anatomischen Untersuchung der Polsterpflanzen hat sich nun gezeigt, daß ein großer Prozentsatz der Radialkugelpolster ähnlich gebaut ist. Schwache Stengel sind von dichtgedrängten, mechanisch stark gebauten Blättern um-

<sup>1)</sup> Hauri, l. c. p. 41 u. 84.

<sup>2)</sup> Englers bot. Jahrb. XXII. p. 269f.

<sup>3)</sup> Hauri, l. c. p. 24ff.

geben. Die von den Blättern gebildeten Säulchen, die von großer Festigkeit sind, greifen ineinander und verfestigen die einzelnen Ästchen gegenseitig.<sup>1)</sup> Es ist auf diese Einrichtungen die Festigkeit und Härte der Polster größtenteils zurückzuführen. Eine gewisse Kompaktheit der Polster kann allerdings auch durch bloße Drängung von Zweigen mit zahlreichen bastlosen, also nicht so harten Blättern erreicht werden, immerhin nicht in demselben Grade.

Da Erhaltung des Zusammenhangs der Zweige und dicht geschlossene Form Lebensbedingung für die Polsterindividuen sind, ist die Verlegung und Ausbildung mechanischen Gewebes im Blatt, sowie auch die bloß durch epidermale Verstärkung erfolgende Festigung der Blätter der Polsterpflanzen als zweckmäßig zu beurteilen. Die Konvergenz ist also eine Entwicklung zum Zweckmäßigen.

Wie schon bemerkt, sind nicht alle Polsterpflanzen mit Bastverstärkungen in den Blättern versehen. Man muß also mit Bezug auf den Blattbau unter dem Gesichtspunkt des mechanischen Baues folgende zwei Typen von Polsterpflanzenblättern unterscheiden:

**Typus I: Peripherisch verstärkte Blätter (Androsace helvetica-Typus).** Epidermale Verstärkung durch Verdickung der Epidermiswandungen, insbesondere der Außenwand. Die Stärke der Verdickung ist sehr verschieden, immerhin so, daß das Blatt stets xerophytisch ausgebildet erscheint und mindestens durch eine gewisse Lederigkeit widerstandsfähig gegen Druck u. a. mechanische Einflüsse ist. Auch Verzahnungen der Epidermis, Verholzung, sowie Mehrschichtigkeit derselben treten auf. (Siehe bereits S. 286, wo diese Merkmale mit besprochen sind.) Zu der epidermalen Verstärkung kommt oft mechanische Ausbildung der unter der Epidermis liegenden Gewebe hinzu: Kollenchym und Sklerenchymausbildungen an Spitze und Flanke des Blattes, an der Peripherie desselben. (Als Beispiel vergl. Abb. 12: *Thylacospermum rupifragum*.)

**Typus II: Zentral und peripherisch verstärkte Blätter (Anabasis aretioïdes-Typus).** Neben der erwähnten peripherischen Verstärkungen wirken mechanisch festigend zentral gelegene, die Gefäße begleitende Baststränge. Diese erhöhen die Starrheit und Festigkeit der Blätter bedeutend; damit auch die der Blattsäulchen und der Polster als Ganzes. Es handelt sich meist um typische Bastfasern, die vielfach verholzt sind. Als Beispiele vergleiche die Abb. 13—16.

Beispiele mit zentraler Verstärkung ohne gleichzeitige gute peripherische Verstärkungen fanden sich nicht.

Der Typus II. ist der auffallendere und wohl auch der bessere vom Zweckmäßigkeitsstandpunkt aus, da er solidere Polster liefert.

<sup>1)</sup> ebd., p. 19 f.

Damit ist freilich nicht gesagt, daß nicht auch Pflanzen mit Blättern vom Typus I gute Polster bilden können. (*Gypsophila*- und *Oxalis*-spezies bieten glänzende Beispiele.) Es ist aber doch von Interesse, zu sehen, wie viele Polsterpflanzen von der besten Radialkugelpolsterform sich zum Typus II entwickelt haben, obwohl er etwas Außerordentliches darstellt. Man darf also wohl von einer **Konvergenz zum Typus II** sprechen, denn von den 72 untersuchten Radialkugelpolstern gehören 37 Arten, also **51 Prozent**, dazu. Auffallend ist dieses Vorkommen von Bast in den Blättern, insbesondere wenn man auch noch die

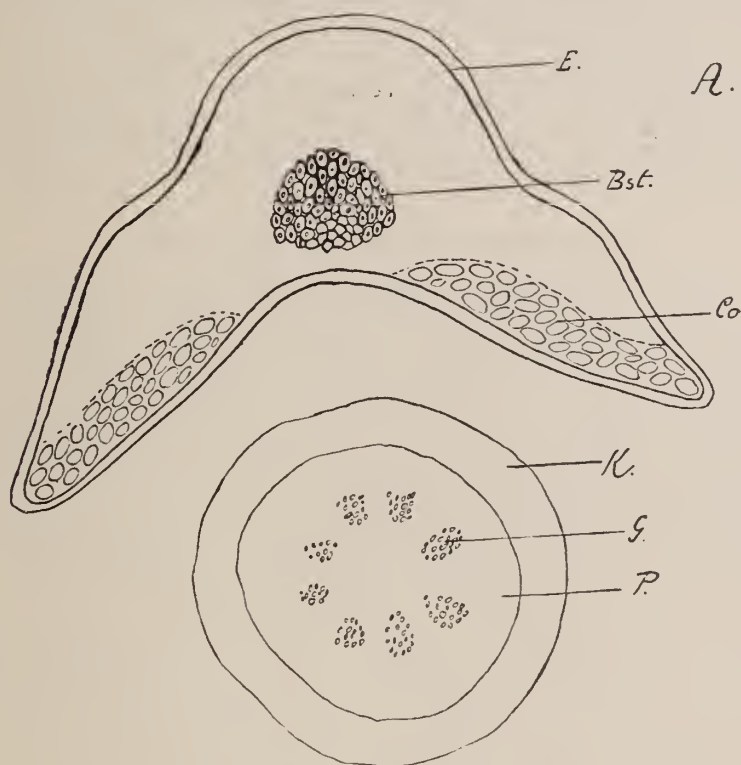


Abb. 16. *Lyallia kerguelensis* (schematisiert).

Typus II. A Blattquerschnitt (E = Epidermis, Bst = Bast, Co Collenchym Vergr. 90  $\times$ ). B Stengelquerschnitt (K = Kork, P = Parenchym, G = Gefäße; Vergr. 30  $\times$ ).

Verhältnisse im Bau des jungen Stengels mit berücksichtigt. Man könnte annehmen, die Bastbelege der Gefäße beim Typus II seien nur Fortsetzungen der in Stengeln ja nicht seltenen Bastelemente; dem ist aber nicht so. In nur 2 Fällen wurde Bast im jungen Stengel von Polsterpflanzen, die im Blatt solchen zeigen, gefunden. Die Verlegung dieses mechanischen Elements ins Blatt ist also vollständig, nur im Blatt

findet sich der Bast, eben in dem Organ und an der Stelle, wo er als zweckmäßig beurteilt werden muß. Die Stengel der Blattsäulchen sind ohne besondere mechanische Elemente. Übrigens weisen auch die Pflanzen von Typus I mit einer Ausnahme kein besonderes mechanisches Gewebe im Stengel auf, die Festigkeit der Polster mit diesem Blatttypus beruht also nur auf der epidermalen Verstärkung der Blätter und deren dichter Blattanordnung. Die Blätter und ihre Anordnung sind also vorwiegende Träger der von den Polstern erreichten Festigkeit an der Oberfläche.

Die Konstatierung und der Nachweis dieser auffallenden Konvergenz zu einem besonderen mechanischen Bautypus ist als ein Hauptresultat dieser kleinen Arbeit zu betrachten.

Zur Charakterisierung von Vertretern dieser wichtigen Lebensform dürfte es sich empfehlen, neben dem morphologischen nun auch jeweiligen den anatomischen Typus festzustellen, der sich ja meist leicht aus einigen mikroskopischen Schnitten ersehen läßt.

### C. Die Konvergenz in der Korkbildung.

Alle Polsterpflanzen bilden frühzeitig an den jungen Stengeln Kork aus. Derselbe erreicht ausnahmslos eine ziemliche, oft eine enorme Mächtigkeit. Er schützt die Pflanze an trockenen Standorten oder in trockenen Zeiten vor Wasserverlusten. An nassen Standorten dürfte er eine andere Bedeutung haben. Man erinnert sich der starken Schwammwirkung, insbesondere der mit Füllmaterial versehenen Polster: Sie halten bedeutende Wassermengen in sich fest, die vielfach von besonderen Würzelchen der Pflanze nutzbar gemacht werden.<sup>1)</sup> Man kann in der starken Ausbildung von Kork auch in den an physikalisch feuchten Standorten wachsenden Polstern vielleicht die Bedeutung einer Isolation der Stengelorgane vor der im Polster herrschenden Feuchtigkeit erblicken. Es könnte sonst leicht ein Faulen derselben eintreten. Oder es könnte dem Stengel bei dem oft eintretenden Gefrieren des Polsters ein Gefrieren des von allen Seiten in den Stengel eindringenden oder ihn unmittelbar berührenden Wassers schädlich sein. Ebenso schützt der Kork wohl auch oft das schwache Stengelorgan vor dem eindringenden Füllmaterial (Flugsand, Schutt, Eisnadeln etc.). Jedenfalls liegt es nahe für die stark auftretende Korkentwicklung eine ökologische Erklärung zu geben, ohne daß damit eine kausale gegeben sein soll.

Beispiele für besonders starke Entwicklung von Kork im jungen Stengel zu nennen, ist überflüssig, weil alle typischen Polsterpflanzen solche zeigen.  $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{2}$  des Radius vom Querschnitt des jungen Stengels fällt sehr oft auf den in guten Reihen auftretenden Kork. Die in Hinsicht auf die Korkbildung durchaus nicht ausgewählten Beispiele (s. Abb. 12, 14—16) zeigen dessen Mächtigkeit.

<sup>1)</sup> Hauri, l. c. p. 93 ff.



## 5. Zusammenfassung der Resultate.

1. Die morphologisch als Xerophyten charakterisierten Polsterpflanzen sind auch anatomisch als solche anzusprechen.

2. Der auffallenden morphologischen Konvergenz entspricht auch eine anatomische und zwar in drei Richtungen:

- a) In Bezug auf den xerophytischen Bau der Blätter, punkto Epidermis- und Palisadenbildung.
  - b) In Bezug auf einen in Übereinstimmung zur Morphologie stehenden besonderen mechanischen Bautypus mit Bastentwicklung in den Blättern.
  - c) In Bezug auf die frühe und starke Ausbildung von Kork in den jungen Stengeln.
-

## Verwachsungserscheinungen der Blattränder bei Arten der Gattung *Syringa*.

Von

Dr. Alexander Lingelsheim, Breslau.

Mit Tafel VIII und IX.

Diese, in der Literatur nicht verzeichnete, durch die Massenhaftigkeit ihres Auftretens im Frühjahr d. J. recht auffällige Erscheinung fand ich an fast allen der vielen Sträucher von *Syringa vulgaris* L. des hiesigen Königl. Botanischen Gartens dutzendweise, etwas seltener war sie bei *S. villosa* Vahl und bei *S. Josikaea* Rchb. fil., nur einmal beobachtete ich sie an *S. oblata* Lindl. var. *affinis* (L. Henry) Lingelsh., dem einzigen, kleinen Strauch unseres Gartens. Völlig frei davon waren *S. persica* L., *S. chinensis* Willd., *S. Emodi* Wall., *S. Sweginowii* Koehne et Lingelsh. und *S. amurensis* Rupr.

Die Abnormität äußert sich in einem mehr oder minder festem Zusammenhange der Ränder zweier Blätter an einer kleinen Stelle, die meist etwa in der Mitte des Randes gelegen ist. Bis auf diese Kontaktstelle, welche bis 1 cm weit von der Peripherie des Blattes entfernt liegen kann, erweisen sich die beiden in Kommunikation getretenen Spreiten eingebuchtet bis eng eingeschlitzt, so daß die Blätter förmlich in einander eingefalzt erscheinen. Dabei befinden sich beide Komponenten in gleicher Orientierung, öfters gegenüber der Normalstellung der Quirlpaare zwangsweise um etwa 90° gedreht. Entweder hängen die Paare eines und desselben Quirls zusammen, Fig. 1 a, b, und diese Art der Verbindung überwiegt durchaus, oder aber zwei Blätter aufeinander folgender Quirle können verwachsen sein, Fig. 2. In letzterem Falle ist die dekussierte Anordnung stärker oder schwächer durch Druck und Zug verändert. Fig. 3 zeigt eine seltene, nur einmal bei *S. Josikaea* gefundene Variation, indem das eine Blatt über den Vegetationspunkt des Triebes, der hierbei durch die mechanische Störung zu Grunde gegangen war, hinweg mit seinem Nachbarn in der geschilderten Weise verschmolzen ist.

Bei sehr vielen, derart zusammenhängenden Blättern finden wir außerdem meist einseitige, oft aber auch ziemlich symmetrisch

beiderseits angeordnete Einbuchtungen der Ränder, die bei weniger seichter Ausbildung eine Art Einkerbung bis Lappung der Spreite zur Folge haben können, Fig. 1. Dieser Vorgang tritt nicht selten auch an freien Blattpaaren in die Erscheinung und ist auch bei solchen bereits erwähnt, und zwar zuerst von v. Widenmann<sup>1)</sup>. Dieser Autor ist der Meinung, daß die Abnormität gewissermaßen eine Zerschlitzung der Spreite anbahne, wie wir sie bei *S. persica* L. herrschend finden. Später beschreibt Lloyd<sup>2)</sup> die Erscheinung zum zweiten Male und erklärt ihr Zustandekommen durch die Lage der Blätter im Knospenzustande. Diese Erklärung teile ich ebenfalls und möchte nebenher auf eine vergleichbare Bildung des Blattrandes von *Populus trichocarpa* Torr. et Gray hinweisen, die ich im vergangenen Jahre im Botanischen Garten feststellte, welche nach meiner Vermutung auch auf die Lage der Blätter in der Knospe zurückzuführen ist. Anfänglich war ich geneigt, darin eine Gallenbildung zu erblicken. Wir finden hier, überwiegend im oberen Drittel der Spreite, einseitig oder beiderseits öhrenartige Aufbiegungen des Blattrandes nach oben, deren Weite bis etwa  $\frac{1}{2}$  cm beträgt. Die Höhlung zeigt nicht selten Spuren eines glänzenden Harzüberzuges, wie er sich an den Knospenschuppen findet.

Bei näherer Prüfung der wenige Millimeter großen Verwachsungsstelle unserer Fliederblätter finden wir dieselbe als schwach vorspringende, nahtartige Erhöhung beiderseits ausgebildet, Fig. 4, und in der Weise die beiden Spreiten befestigend, daß die Unterseite des einen Blattes mit der Oberseite des anderen in gleichem Niveau liegt.

Das mikroskopische Bild eines Schnittes quer durch die Verwachsungszone, Fig. 5, entspricht dem morphologischen Befunde insofern, als die vereinigten Blattpartien ihr Mesophyll in entgegengesetzter Lagerung darbieten. Die erwähnten Nähte springen beiderseits, oft einseitig stärker, vor und markieren die verhältnismäßig breite Kontaktfläche. Lückenlos umschließt eine Epidermis das Ganze, dagegen fehlt jede Spur davon innerhalb der ganz einheitlichen Gewebemasse der Verschmelzungssphäre. Hier kommunizieren die Zellelemente beider Blätter mittels ihrer Mesophyllschichten in vollkommenster Weise. Die Anordnung von Epidermis, Palisaden und Schwammparenchym ruft den Eindruck hervor, als ob jede Blattlamina etwa längs aufgespalten zur Verwachsung gelangt sei, da insbesondere die Zellen der Palisadenschicht rechts oben und links unten in ungestörter Gleichmäßigkeit zusammenhängen. Dabei fällt die stärkere Dickenentwicklung der vorspringenden Teile gegenüber dem Querschnitt der Blätter selbst und der mittleren Zone der Verwachsung ohne weiteres auf.

Bezüglich ähnlicher Bildungen finden wir nur bei Masters<sup>3)</sup>

<sup>1)</sup> Widenmann, A. v., Abnorme Blattformen von *Syringa*, in Jahresheft d. Ver. f. Vaterl. Naturk. Württemberg. (Sitzber. 1894. LXXV. Taf. I.)

<sup>2)</sup> Lloyd, F., Mutual irregularities in opposite leaves, in *Torreyia* II. 137. (Just, Bot. Jahresber. XXX. 2. 1905. 791.)

<sup>3)</sup> Masters, M. T., Vegetable Teratology. 1869. 25.

einen, übrigens falschen, Hinweis auf Bonnet<sup>1)</sup>, er selbst führt keinen Fall in seiner Rubrik „Cohesion of several organs by their margins“ an. Bei Bonnet wird Verwachsung zweier Blättchen der Bohne mit einem Teil ihres Randes beschrieben und ziemlich mangelhaft abgebildet. Im Jahre 1891 befassen sich zwei Beobachter spezieller mit Verwachsungen; Figdor<sup>2)</sup> widmet den unterirdischen Organen seine besondere Aufmerksamkeit, während Reiche<sup>3)</sup> von höheren Pflanzen die Blütenorgane betrachtet. Bei beiden Autoren suchen wir vergeblich nach Berichten über Vereinigungen vegetativer Blätter.

Göbel<sup>4)</sup> und Küster<sup>5)</sup> erwähnen ebensowenig Beispiele für eine solche Verwachsung bei Laubblättern. Nach der Einteilung des letztgenannten Autors würden Fälle, wie die oben beschriebenen, zu den totalen Verwachsungen gehören, bei denen die Verbindung beider Anteile völlig unkenntlich geworden ist, „so daß selbst bei mikroskopischer Untersuchung die ehemalige Kontaktfläche nicht mehr zu ermitteln ist.“

Was nun die Ursache dieser Erscheinung anbetrifft, so möchte ich in Anbetracht des plötzlichen und anscheinend allgemein verbreiteten Massenauftretens verwachsener Syringenblätter in diesem Jahre<sup>6)</sup> Witterungseinflüsse als bewirkende Faktoren vermuten.

In dieser Annahme bestärkt mich die Beschaffenheit eines jungen Triebes (Stockausschlag) von *S. Josikaea*, den ich kürzlich auffand. An diesem vegetativen Sproß waren die jüngsten Blätter an ihrer Basis frei und ziemlich weit entwickelt, während der ganze übrige Teil oben von vertrockneten, geschwärzten Blattresten spitz tutenförmig zusammengehalten wurde. Diese „Tute“ läßt sich durch gelinden Zug abstreifen, aber die Oberteile der darin entwickelten Blätter bleiben fest eingerollt.

Die im zeitigen Frühjahr auf eine sehr warme Periode einsetzenden, tagelang herrschenden, trockenen, kalten Nordwestwinde haben den jungen Trieben vieler Gewächse in und um Breslau durch ihre austrocknende Wirkung stark geschadet und auch die austreibenden Fliederknospen in Mitleidenschaft gezogen. Die jugendlichen Blätter wurden an der freien Entfaltung stellenweise durch die abgestorbenen Reste älterer Blattorgane verhindert. Durch den mechanischen Druck der basalwärts ungestört fortwachsenden Blätter sind die in noch verhältnismäßig jungem Zustande in dem engen Raume ihrer ziemlich festen Umhüllung verbliebenen, jüngeren, oberen Teile derselben in innigstem Kontakt erhalten worden, und so

<sup>1)</sup> Bonnet, Ch., Recherches sur l'usage des feuilles. 1754. 340 t. XXXI. Fig. 1.

<sup>2)</sup> Figdor, W., Experimentelle und histologische Studien über die Erscheinung der Verwachsung im Pflanzenreiche. (Sitzber. K. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl. Abt. I, C 1891. 177.)

<sup>3)</sup> Reiche, K., Über nachträgliche Verbindung frei angelegter Pflanzenorgane. (Flora. LXXIV. 1891. 435. Taf. XIII.)

<sup>4)</sup> Goebel, K., Organographie d. Pfl. I. 1898. 44 u. folg.

<sup>5)</sup> Küster, E., Pathol. Pflanzenanatomie. 1916. 284 u. folg.

<sup>6)</sup> Inzwischen beobachtete ich gleiche Fälle auch außerhalb Breslaus, z. B. in Trebnitz.



konnte sich die Berührung der Blattränder an bestimmten Stellen in der Knospenlage bis zur Verwachsung steigern. Die Tiefe der Randeinschnitte zu beiden Seiten der Verwachsungsstelle und besonders die in Fig. 2 und 3 abgebildeten Fälle bezeugen überdies, daß die Verwachsung selbst in einem relativ späten Stadium sich vollzogen hat.

Diese Beobachtung berechtigt zu der Hoffnung, daß es durch künstliche Hemmung der Knospenentfaltung gelingen kann, willkürlich jene und womöglich auch andersartige Verwachsungen vegetativer Pflanzenorgane hervorzubringen.

### Figurenerklärung.

Fig. 1. Verwachsene Blätter von *Syringa vulgaris*, a von der Unterseite, b von der Oberseite.

Fig. 2. *Syringa vulgaris*, Verwachsung der Blätter zweier verschiedener Quirle.

Fig. 3. *Syringa Josikaea*, Verwachsung zweier Blätter über den Vegetationspunkt hinweg.

Fig. 4. Verwachsungszone bei *Syringa vulgaris*, etwas vergrößert.

Fig. 5. Mikroskopisches Querschnittsbild der Verwachsungsstelle.

---

## Über die Cyanocysten von *Cyanastrum cordifolium* Oliv.,

mit Bemerkungen über die systematisch-anatomischen Merkmale von *Cyanastrum*.

Von

Prof. Dr. H. Solereder-Erlangen,  
Botanisches Institut der Universität.

Anläßlich der Bearbeitung der Pontederiaceen für meine im Werk befindliche „Systematische Anatomie der Monokotyledonen“ erhielt ich durch die Güte des Herrn Geheimrat Engler aus dem Berlinergartenlebendes Blattmaterial von *Cyanastrum cordifolium* Oliv. An den Blattstielen dieser Pflanze fielen mir schon bei der Betrachtung mit der Lupe, namentlich im unteren Teil der Stiele, außerordentlich zahlreiche, kleine, schwarze Punkte auf, welche sich bei näherer Untersuchung als kugelige, indigblau gefärbte, von einer besonderen Hülle umschlossene, feste Anthocyankörper herausgestellt haben, für welche ich den Namen Cyanocysten in Vorschlag bringe.

Feste Ausscheidungen von Anthocyan sind längst bekannt. Molisch hat in einer vorzüglichen Abhandlung „Über amorphes und kristallisiertes Anthocyan“ (Bot. Zeitung, 63, 1905, Abt. 1, p. 145—162 u. Taf. VI) die älteren Beobachtungen zusammengefaßt und im Anschluß daran neu festgestellte Fälle hinzugefügt.<sup>1)</sup> „Es ist dies“, so lautet seine Schlußfolgerung über die Ausscheidung in fester Form, „gewöhnlich bei sehr intensiv gefärbten Pflanzenteilen der Fall; der Zellsaft erscheint mit dem Farbstoff übersättigt und fällt dann in fester Form heraus“.

Die Anthocyankörper von *Cyanastrum cordifolium* kommen nur in der chlorophyllführenden subepidermalen Schicht des Blattstiels vor. Der letztere zeigt im Querschnitt unter der farblosen, von längsgestreckten Zellen gebildeten Epidermis zunächst eine einzige grüne, große Chloroplasten und daneben die Cyanocysten enthaltende Zellige, sodann eine mehrschichtige, aus schwach

<sup>1)</sup> Über die Literatur des Anthocyans siehe auch Molisch, Mikrochemie der Pflanze, 1913, p. 236—341 u. Tunmann, Pflanzenmikrochemie, 1913, p. 342—346.

kollenchymatischen langgestreckten und stellenweise durch etwas größere Interzellularräume unterbrochenen Zellen zusammengesetzte Rindenzone, während das übrige innere Grundgewebe aus einem dünnwandigen Parenchym von größerem Zellenquerschnitt und mit kleineren Interzellularen besteht. An der Peripherie des inneren Grundgewebes befindet sich ein Bogen aus isolierten größeren und kleineren Leitbündeln; größere und kleinere Gefäßbündel sind auch im inneren, markartigen Teil eingeschlossen. Das kollenchymatische und das ganze innere Grundgewebe sind farblos bis auf die Zellen der Leitbündelscheiden, welche Chlorophyllkörner, aber keine Cyanocysten besitzen. Die Zellen der zweiten, die Cyanocysten führenden Zellschicht sind im Querschnitt kreisrund und im Längsschnitt gestreckt- und breitvierseitig. Die Cyanocysten sind neben den zahlreichen und großen Chloroplasten meist nur in Einzahl in jeder Zelle vorhanden. Sie bilden kugelige Körper mit einem Durchmesser von 12—15  $\mu$  und liegen mit den Chlorophyllkörnern zusammen im wandständigen Protoplasma. Der ganze Körper ist tief-indigblau gefärbt und, gleichwie seine Substanz nach dem Zerdrücken, einfach brechend.<sup>1)</sup> Eine kristallinische Struktur, welche Molisch für die roten Anthocyanballen in den Blumenblättern von *Pelargonium zonale* angibt und zeichnet, vermochte ich nicht zu erkennen. Mit verdünnter Salzsäure wird der Körper sofort purpurrot, bleibt aber zunächst noch unverändert. An Stelle der einzelnen Körper findet man bisweilen auch 2—4 kleinere bis kleine kugelige in derselben Zelle. Außerdem beobachtet man an dickeren Flächenschnitten in den unverletzten Zellen auch in geringer Menge Anthocyan, das im Zellsaft gelöst ist und demselben eine blaue oder violette Färbung verleiht, sowie kleine fettropfenähnliche Gebilde, die zum Teil blau gefärbt sind.

Anthocyan ist bekanntlich im allgemeinen in Wasser und Alkohol löslich. Bei Anwendung dieser und anderer Lösungsmittel ließ sich an den Cyanocysten zumeist eine deutliche Haut feststellen, welche eine größere Resistenz hat und im Innern die Farbstoffmasse einschließt. Betrachten wir nun näher die Einwirkung der verschiedenen Reagenzien! Nach längerem Liegen im Wasser von gewöhnlicher Temperatur tritt allmählich die völlige Lösung der Farbstoffmasse ein und es bleibt ein blaugraufarbiger Körper zurück, der im wesentlichen nur aus der noch etwas mit dem Farbstoff imprägnierten Hülle besteht; letztere färbt sich mit verdünnter Salzsäure rötlich. Der zurückbleibende Körper gibt, wie ich mit Rücksicht auf die „Cyanoplasten“ von Politis erwähnen will, von denen weiter unten die Rede sein wird, weder mit Eisenchlorid-, noch mit Kaliumbichromatlösung, eine Gerbsäurereaktion und färbt sich auch nicht mit Jodjodkaliumlösung. Beim Kochen von Schnitten in Wasser wird der Farbstoff schneller gelöst und es bleiben oft nur die deutlichen, farblosen oder schwach

<sup>1)</sup> Übrigens leuchten auch die von mir nach dem Verfahren von Molisch mittels Einwirkung von Essigsäure auf die roten Blumenblätter von *Pelargonium zonale* und langsamem Verdampfen der essigsauren Lösung gewonnenen Nadelgruppen und kugeligen Gebilde bei gekreuzten Nikols nicht auf.

blauen Hüllen zurück. Bei direkter Einwirkung von verdünnter Salzsäure verändert sich, wie oben schon gesagt wurde, die Farbstoffmasse, abgesehen von der Purpurrotfärbung, zunächst nicht. Aber allmählich erfolgt dann die langsame Lösung des Farbstoffes innerhalb einer hautartigen Umhüllung. Farbstoffbröckchen bleiben zuerst noch im Innern ungelöst; schließlich ist aber nur die schwach gefärbte oder farblose Haut übrig. Die Lösung mit Alkohol vollzieht sich nur sehr langsam; selbst nach zweimal 24 stündigem Liegen der Schnitte in Alkohol war die Farbstoffmasse nur heller blau geworden; die Abgrenzung der Körper war teilweise nicht mehr so scharf wie zuvor. In Überosmiumsäure verändern sich die Körper nicht. Bei der Einwirkung von Jodjodkaliumlösung nahm ich selbst nach längerem Liegen der Schnitte in dieser Flüssigkeit nur eine Umsetzung der Farbe in bräunlich wahr, aber nicht überall gleich deutlich. Mit verdünnter Schwefelsäure werden die Körper zuerst rot; dann hebt sich eine deutliche Haut ab und nach innen von dieser tritt allmähliche Lösung ein. Sodann erfolgt eine Zusammenziehung der Kugel zu einem farblosen, kleineren, massiven, kugeligen, lichtbrechenden, wie ein Schleimtröpfchen aussehenden Gebilde, das allmählich kleiner wird und schließlich verschwindet. Bei Zufügung von Kalilauge, selbst von verdünnter, ließ sich kein deutliches Häutchen erkennen; es erfolgt rasch Aufquellung und Lösung des ganzen Körpers, die letztere meist konzentrisch von außen nach innen, mitunter auch von einer Seite her, unter kurzer Blaugrünfärbung der Lösung, indem diese Tinte alsbald verschwindet. Bei Behandlung mit flüssigem Ammoniak tritt ebenso rasch Lösung ein; der Körper quillt auf, der Farbstoff löst sich, ein immer kleiner werdendes und zuletzt verschwindendes helles kugeliges Gebilde ist dabei sichtbar, wie aus der hautartigen Umhüllung hervorgegangen.

Aus all dem geht deutlich hervor, daß die Anthocyankörper aus einer anscheinend amorphen Farbstoffmasse bestehen, die von einer Hülle aus nicht näher gekannter Substanz umgeben wird und daß sie den Chromoplasten nicht zuzuzählen sind. Auch trifft für sie nicht zu, daß sie bloße Ausscheidungen von festem Anthocyan sind, welche aus einer mit Anthocyan übersättigten Zellsaftlösung gefällt worden sind.

Den beschriebenen Cyanocysten stehen von bisher bekannt gewordenen ähnlichen Gebilden wohl am nächsten die von Politis (*Sopra speciali corpi cellulare che formano Antocianine*, *Nota prel.*, *Atti della Accad. dei Lincei*, Rendiconti, XX, 1. Sem., 1911, p. 828—834<sup>1)</sup>) in den Perigonblättern von *Billbergia nutans* und dann auch bei Pflanzen aus anderen, und zwar mono- wie dikotylen Familien in Blüte oder Frucht angetroffenen „Cyanoplasten“, für welche der genannte Autor ebenfalls eine Hülle angibt, die gegenüber den Lösungsmitteln stärkeren Widerstand leistet. Identisch mit den Cyanoplasten sind unsere Cyanocysten nicht.

<sup>1)</sup> Die dort für die *Atti dell' Istituto botanico di Pavia* angekündigte, ausführliche, mit Tafeln ausgestattete Arbeit ist meines Wissens nicht erschienen.



Politis hat neben den gefärbten auch ungefärbt gebliebene Cyanoplasten von homogenem, öartigem und stark lichtbrechendem Aussehen beobachtet, welche keine Eiweißreaktion, dagegen Tanninreaktion geben. Dieses Tannin sieht er als Ausgangspunkt für die Anthocyanbildung an. Politis hat auch die Entwicklung seiner Körper aus kleinen farblosen oder schwachblauen Anlagen verfolgt und schließlich eine Degeneration derselben wahrgenommen, wobei sich das Pigment in die Zellhöhle ergießt.

Eine nähere Untersuchung über die Entwicklungsgeschichte der Cyanocysten von *Cyanastrum*, welche weitere Aufschlüsse über ihre Natur ergeben wird, behalte ich mir für später vor.

An dieser Stelle soll auch kurz auf Grund der Untersuchung des Blattes von *Cyanastrum cordifolium* über die wichtigen systematisch-anatomischen Verhältnisse der Gattung *Cyanastrum* (mit dem Synonym *Schoenlandia*) berichtet werden, welche ursprünglich durch Oliver mit den Haemadoraceen, dann durch Cornu mit den Pontederiaceen in Verbindung gebracht und schließlich von Engler (Bot. Jahrbücher, XXVIII, 1900, p. 357—359) als eigene Gruppe der Cyanastraceen aufgestellt worden ist. Das hervorstechendste Merkmal sind die interzellularen schizogenen Sekretbehälter, welche ein öliges helles Sekret enthalten. Dieselben sind im Mesophyll, im Grundgewebe der Blattmittelrippe und im inneren Grundgewebe des Blattstiels als kugelige, mit einem dünnwandigen Epithel ausgekleidete Sekretlücken vorhanden. Sie liegen in dem bifazial gebauten Mesophyll unmittelbar unter dem ein- bis zweischichtigen, aus ganz kurzen und breiten Palisadenzellen gebildeten oberseitigen Assimilationsgewebe und bewirken schon im lebenden Blatt, und ebenso im getrockneten, deutliche und ziemlich große helle durchscheinende Punkte. Im Blattstiel verlaufen außerdem ganz enge Sekretgänge mit dem gleichen Sekret, welche im Querschnitt zunächst von wenigen (4—7) kleinen, konvex in den schmalen Gang vorspringenden Epithelzellen und im Anschluß daran von noch anderen, oft dickwandigen Zellen umschlossen sind und deren Umgebung auf diese Weise bereits bei schwacher Vergrößerung in Form von charakteristischen Zellgruppen entgegentritt. Diese Gänge finden sich meist einzeln zwischen den peripheren Leitbündeln des Blattstiels und treten nicht in die Blattmittelrippe ein. In zweiter Linie ist zu bemerken, daß Raphidenbündel nicht vorkommen, Kalkoxalat überhaupt nicht wahrgenommen wurde, in dritter, daß die gemäß der Dikotylenneratur des Blattes unregelmäßig angeordneten Spaltöffnungen an den Flanken mit je einer zum Spalt parallel gerichteten Nachbarzelle versehen sind. Die Haemadoraceen und die Pontederiaceen, zu welchen man *Cyanastrum* früher gestellt hat, besitzen dagegen durchweg Raphidenbündel, neben welchen in der an zweiter Stelle genannten Familie auch Styloiden und styloidenähnliche Kristallnadeln vorkommen. Die Spaltöffnungsapparate sind in Bezug auf die Nachbarzellen in den beiden Familien von derselben Beschaffenheit wie bei *Cyanastrum*. Bei der Haemadoraceen-Gattung *Dilatris* kommen auch schizogene interzelluläre

Sekretbehälter vor. Die von R. Schulze (Beitr. z. vergl. Anatomie der Liliaceen, Haemadoraceen, Hypoxidoideen und Velloziaceen, Engler, Bot. Jahrbücher, XVII, 1893, p. 380—382 u. Taf. VIII) erwähnten braunen „Schläuche“ von *Dilatris* sind nämlich nach meiner bei *D. corymbosa* Berg angestellten Überprüfung Sekretlücken, die im Blatt ellipsoidische Gestalt haben, in der Stengelrinde bis 1 mm lang sind und innerhalb des dünnwandigen Epithels im Herbarmaterial ein braunes, gerbsäurehaltiges, bei Behandlung mit dem Schultze'schen Mazerationsgemisch siegelrot werdendes Sekret einschließen. Bei den Pontederiaceen sind Gerbstoffidoblasten vorhanden, welche im Blatt von *Cyanastrum* wenigstens fehlen. Das Durchlüftungssystem mit seinen weiten, von typischen Querdiaphragmen durchsetzten Luftgängen, welches für die Wasserpflanzenfamilie der Pontederiaceen charakteristisch ist, geht ebenso der Gattung *Cyanastrum* ab. Durch das Fehlen der Raphiden unterscheidet sich *Cyanastrum*, wie zum Schluß nochmals hervorgehoben werden soll, ganz wesentlich von den beiden Familien.

Botanisches Institut Erlangen, im Mai 1916.

---

# Das Zittern der Laubblätter.

Von

Alfred Hertel.

Mit 6 Abbildungen im Text.<sup>1)</sup>

Die Beobachtung, daß ein Laubblatt, z. B. ein Espenblatt, in pendelnde, allmählich wieder abklingende Bewegung gerät, wenn es von einem Windstoß getroffen wird, hat wenig bemerkenswerthes an sich.

Tatsächlich gibt es aber auch bei Ausschluß von raschen Richtungs- oder Geschwindigkeitswechseln des Luftstromes, also im völlig gleichmäßigen Windzuge, andauernde periodische Blattbewegungen. Diese vom physikalischen Standpunkt aus auffallende Erscheinung bildete den Gegenstand meiner Untersuchungen. Wenn bei ihrer kurzen Darlegung im folgenden das Wort „Zittern“ gebraucht wird, so sollen damit jene wiederkehrenden Bewegungen gemeint sein, welche nach Schwingungszahl und -weite konstant bleiben, solange in der Luftzufuhr keine Änderung stattfindet.

Solche Bewegungen wurden

- 1) im Laboratorium an natürlichen Blättern auf verschiedene Art hervorgerufen;
- 2) nach ihrem wirklichen Verlaufe aufgezeichnet;
- 3) in Bezug auf ihr Zustandekommen qualitativ erklärt;
- 4) mittels einfacher Modelle aus anorganischem Material zwecks Prüfung der Erklärung nachgeahmt;
- 5) hinsichtlich ihres Einflusses auf das Pflanzenleben kurz betrachtet.<sup>2)</sup>

## 1. Hervorrufen des Zitterns.

Ein Laubblatt, z. B. ein Blatt der Espe (*Populus tremula*) wurde (unter den erforderlichen Vorsichtsmaßregeln zur Erhaltung des Turgors) an einem Stativarm vertikal herabhängend verwendet und auf eine der drei folgenden Arten in Bewegung (Zittern) versetzt und erhalten:

<sup>1)</sup> Kurzer Auszug aus der auf Anregung von Herrn Geh.-Rat E. Wiedemann im physikalischen Institut in Erlangen ausgeführten Inaugural-Dissertation des Verfassers.

<sup>2)</sup> Die diesbezüglichen Ausführungen wollen in der Dissertation nachgesehen werden. Sie sind, wie mir scheint, gegenstandslos geworden angesichts einer Arbeit von J. v. Wiesner, Studien über den Einfluß der Luftbewegung auf die Beleuchtung des Laubes. (Sitz.-Ber. der Kais. Akad. d. Wiss. in Wien. Math.-naturw. Kl. Bd. CXXIII. Abt. 1. Okt. 1914.)

- I) Durch Bewegung gegen ruhende Luft (entweder geradliniges Schleppen oder auf einem Rundlauf);
- II) durch Anblasen, und zwar
  - $\alpha$ ) mit einem Luftstrahl von etwa 1 qmm Querschnitt, der den Blattrand streifte,
  - $\beta$ ) mit einem Luftstrahl von großem (etwa 1 qdm betragenden) Querschnitt, in welchem das Blatt sich bewegen konnte, ohne den Luftstrahl verlassen zu können.

## 2. Aufzeichnen der Bewegung.

Aus technischen Gründen wurde von der Aufzeichnung der beim Schleppen nach I entstehenden Bewegungen abgesehen. Aufzeichnungen wurden nur bei den durch Anblasen (II) unterhaltenen Zitterbewegungen gemacht und zwar, um die Bewegungen nicht zu stören, auf optischem Wege. Der Grundgedanke war dabei, einen Spiegel auf der Blattspreite zu befestigen, einen Lichtstrahl

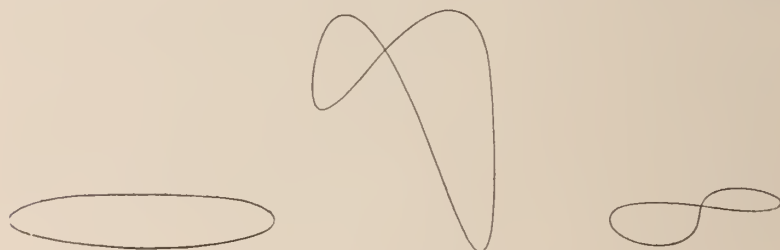


Fig. 1.

Fig. 2.

Fig. 3.

Zeichnungen nach Photographie.

auf ihn fallen zu lassen und dann die leuchtende Kurve, die der reflektierte Strahl auf einem seitlich aufgestellten Schirm zeichnete, festzuhalten, was durch eine photographische Platte besorgt wurde. In dieser Weise wurden von den nach II $\alpha$  am Rand streifend angeblasenen Blättern eine Reihe von Aufnahmen erhalten (Abbildung 1, 2, 3). Die Methode wurde dann schließlich so verbessert (durch Anwendung von Lichtblitzen (von je etwa  $\frac{1}{2500}$  Sek. Dauer und  $\frac{1}{200}$  Sek. Zwischenraum) und 3 synchronen Aufnahmeserien auf 3 zusammengehörigen Films), daß für 40 aufeinanderfolgende, zusammen eine einzige Schwingung (Hin- und Hergang) des Blattes ausfüllende Zeitmomente jeweils die räumliche Lage des Blattes mit großer Annäherung festgestellt, also der ganze Schwingungsvorgang recht genau rekonstruiert werden konnte. (Abbildung 4.)

## 3. Ergebnisse dieser Aufzeichnungen.

Die Beobachtungen von Laubblättern auf dem Rundlauf und beim gradlinigen Schleppen zeigten, daß wider Erwarten der Stiel-  
länge nicht der entscheidende Einfluß auf das Zittern zukomme.



Versuche an 65 Espenblättern ergaben nämlich, daß Blätter, bei denen die Stiellänge nur 25 Prozent des größten Blattdurchmessers ausmachte, ebensogut zum regelmäßigen Zittern gebracht werden konnten, wie solche, bei denen die Stiellänge 150 Prozent und mehr vom größten Blattdurchmesser betrug.

Einen wichtigen Wink gab die Beobachtung, daß Espen- und Lindenblätter von möglichst gleicher Form, Größe und Stiellänge verschieden leicht zum Zittern gebracht werden konnten, und zwar immer die Espenblätter viel leichter als die Lindenblätter.

Ich schloß daraus, daß neben der Stiellänge der Stielbau, vor allem der Querschnitt, maßgebend sein müsse.

Die Kurven 1, 2, 3 zeigten das überraschende Ergebnis, daß das Schwingungsverhältnis, nämlich Anzahl der Schwingungen durch Biegung des Stieles: Anzahl der Schwingungen mit Torsion des Stieles sehr einfach und ganzzahlig sei.

Die Abbildung 4, welche den Durchschnitt einer ungefähr in Schwerpunkthöhe liegenden Horizontalebene durch die aufeinanderfolgenden Stellungen der Blattspreite wiedergibt, bestätigt dieses Resultat und erweiterte es dahin, daß das Schwingungsverhältnis  $\frac{\text{Biegungsschwingungszahl}}{\text{Torsionsschwingungszahl}} = 1:1$  sei.

Sehr zahlreiche Versuche auf dem Rundlauf, sowie an Espenblättern, die an einem auf freiem Felde stehenden Baum hingen und durch den natürlichen Wind zitternd erhalten wurden, gaben immer wieder das gleiche Resultat, Abstimmung der Schwingungszahlen von Torsion und Biegung im Verhältnis 1:1. Erschien schon diese Abstimmung merkwürdig, so kam noch überraschender das Ergebnis einer weiteren, sehr umfassenden Versuchsreihe an über 100 Blättern von *Pop. tremula* und *Pop. Canadensis*, nämlich: Die Abstimmung der Schwingungszahlen von Torsion und Biegung im Verhältnis 1:1 ist bei natürlichen Blättern von Espe und Kanadischer Pappel in weitgehendem Maße von der Stiellänge unabhängig. Die Stiele konnten in allen untersuchten Fällen um 65 Prozent und mehr verkürzt werden, ohne daß das Abstimmungsverhältnis sich geändert hätte, während nach den Formeln der technischen Mechanik jede Längenänderung des Stieles die Biegungsschwingungszahl in ganz anderem Maße ändert als die zugehörige Torsionsschwingungszahl.

Ansichts dieser Ergebnisse schienen mir nur folgende zwei Annahmen zulässig zu sein:

Entweder durften die Formeln der Mechanik für Torsions- und Biegungsschwingungen belasteter Stäbe auf Blattstiele nicht angewandt werden,

oder es wurde die Torsion durch die Biegung (oder umgekehrt) erzwungen.

Daß die erste Annahme nicht zutreffe, schloß ich, in dynamischer Hinsicht vielleicht etwas keck, aus statischen Versuchen über Biegung und Torsion, aus denen hervorging, daß sich, von sehr starken Nachwirkungserscheinungen abgesehen, die Blattstiele wie Stäbe verhielten.

Somit blieb noch die Annahme einer Zwangsbeziehung zwischen Torsion und Biegung.

Ich veranstaltete deshalb folgenden Versuch:

Eine astreie Kiefernholzlatte ( $750 \times 8 \times 16$ ) mm<sup>3</sup> wurde horizontal und hochkant [d. h. breite Querschnittseite (16 mm) vertikal, schmale (8 mm) horizontal, Längserstreckung (750 mm) ebenfalls horizontal] mit einem Ende in einen Schraubstock eingespannt. Ließ ich nun im Mittelpunkt des freien Endquerschnittes eine Kraft angreifen, die den Stab seitlich abwärts bog, so zeigte sich, daß jedesmal mit der Biegung eine beträchtliche Verdrehung des freien Endquerschnittes auftrat. (Vergl. Fig. 5.)

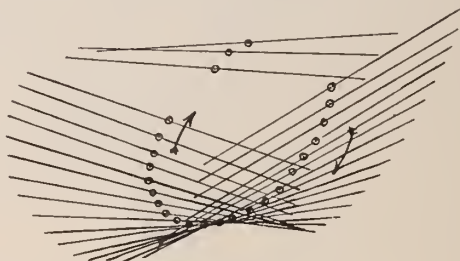


Fig. 4.

Damit war nun allerdings das Vorhandensein einer Verdrehung, welche durch die Biegung erzwungen war, gezeigt.<sup>1)</sup>

<sup>1)</sup> Hierbei scheinen mir zwei dunkle Punkte noch der Aufklärung bedürftig:

1. Bei genau kreiszylindrischem Stabquerschnitt scheint mir wenigstens bei homogenen Stäben keine eindeutige Entscheidung darüber möglich zu sein, wie der Sinn der Verdrehung mit der Biegung zusammenhängen soll, weil doch bei solchen Stäben das Verhalten gegen Biegung nach allen radialen Richtungen als gleich vorausgesetzt werden muß.

Versuche an Blattmodellen mit kreiszylindrischen Stielen zeigten aber, daß doch eine solche Abhängigkeit der Verdrehung von der Biegung existieren muß. Der Widerspruch klärt sich vielleicht dadurch auf, daß ein bereits tordierter Stab sich bei Biegung nicht mehr nach allen radialen Richtungen gleich verhält. Eine Vortorsion muß aber m. E. angenommen werden, weil bei völliger Symmetrie der Blatthälften und wenn die Windrichtung senkrecht zur Ruhelage der Blattebene steht, zu einer seitlichen Bewegung des Blattes mangels eines zureichenden Grundes für die Bevorzugung einer der beiden möglichen Anfangsrichtungen kein Grund bestehen würde und die Bewegung somit gar nicht beginnen könnte.

2. Die Figur 5 zeigt, daß beim Wegbiegen des (hinter der Zeichenebene und normal zu ihr eingeklemmt gedachten) Stabes aus seiner Ruhelage R der (schraffierte) freie Endquerschnitt Verdrehungen erleidet, die symmetrisch zur Ruhelage sind, sodaß also bei der in Anmerkung 1 angenommenen Lage von Blatt und Windrichtung die Umsteuerung der Blattoberfläche gerade beim Überschreiten der Ruhelage erfolgen würde, was zur Folge hätte, daß das Blatt sich selbst bremsen würde. Die Umstellung darf erst nach Überschreitung der Ruhelage erfolgen, wie genauer in meiner Dissertation aus einem Analogiebeispiel ersehen werden kann. Obwohl ich glaube, daß durch Berücksichtigung des Trägheitsmomentes der Blattoberfläche sich die nötige Verzögerung ergäbe, habe ich um allen diesen Komplikationen auszuweichen, den doch in den meisten Fällen vorhandenen Zustand ins Auge gefaßt, bei welchem der Wind schief zur Blattoberfläche ankommt.

Die Bewegung dürfte also auf folgende Art zustande kommen und verlaufen. (Vergl. Fig. 6.)

Windrichtung  $W$  sei schief zur Ruhelage  $R$  des Blattes. Nach dem Avanzini'schen Gesetz<sup>1)</sup> greift die Windkraft nicht im geometrischen Schwerpunkt der Blattfläche, sondern in einem Punkte  $X$  näher dem Vorderrande an. Die Windkraft  $P$  hat man sich nun dadurch, daß man im Schwerpunkt zwei ihr der Größe nach gleiche, parallele, aber die eine nach der Vorder-, die andere nach der Rückseite des Blattes weisende und also einander zu Null aufhebende gedachte Hilfskräfte  $P'$  und  $P''$  anbringt, in ein Drehpaar  $P P''$  und eine Einzelkraft  $P'$  zerlegt zu denken.  $P'$  greift im Schwerpunkt an und verschiebt das Blatt entgegen der elastischen Kraft des Blattstieles,  $P'' P$  dreht das Blatt um den Stiel herum; so gelangt das Blatt allmählich nach  $A$ ,  $B$ ,  $C$  und, einmal in

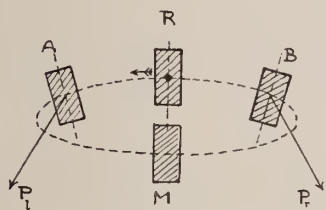


Fig. 5.

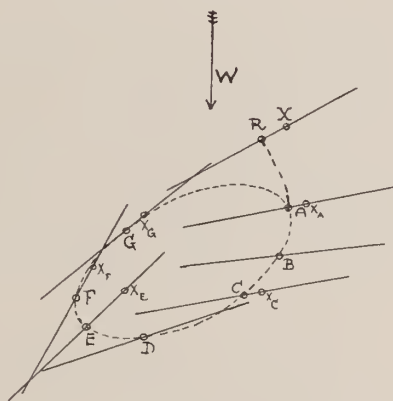


Fig. 6.

Schwung, weiter nach  $D$  und  $E$ . Aber mit der zunehmenden Biegung ist eine Verdrehung des Blattes nach Vers. 5 verbunden. Anfangs ist diese Verdrehung gering, weil ja auch die Wegbiegung von der Ruhelage gering ist, und weil ihr das vom Winddruck herrührende Drehpaar  $PP''$  entgegenarbeitet. Allmählich hat aber das Blatt seine Höchstgeschwindigkeit erreicht und damit ist die Differenz zwischen Wind- und Blattgeschwindigkeit, d. h. die relative Geschwindigkeit des Windes in Bezug auf die Blattfläche, ein Minimum geworden, also auch der Druck auf das Blatt. Jetzt kommt die Wirkung der zwangsläufigen, von der Biegung herrührenden Verdrehung voll zur Geltung, bei  $D$  hat sie das Blatt zu verdrehen begonnen und die Linksdrehung nimmt zu bis etwa  $F$ ; die Biegekraft hat inzwischen das Blatt gezwungen umzukehren und sich gegen  $R$  hinzubewegen, wegen des Trägheitswiderstandes nicht in gerader, sondern gekrümmter Bahn; da das Blatt jetzt seine Spreite nahe parallel dem relativen Winddruck hält, kann

<sup>1)</sup> Vorausgesetzt, daß dessen Anwendung bei so kleinen Flächen erlaubt ist.

es rasch in die Stellung G usw. gelangen, wobei wegen der Annäherung an R die erzwungene Verdrehung ohnedies rückgängig gemacht wird. Dann kann bei A der neue Kreislauf wieder beginnen. Zittert aber erst einmal ein Blatt, so stört das die Ruhe der anderen und die nötigen Unsymmetriebedingungen für die anderen Blätter, die zur Einleitung ihrer Bewegungen unerlässlich sind, sind geschaffen. Eine Kontrolle für die Richtigkeit der Hauptzüge dieser Erklärung erhält man auf folgende Art: Man denkt sich das Blatt vertikal abwärts hängend und einen die Windrichtung angegebenden Pfeil durch den Schwerpunkt gehend; wenn dieser Pfeil nicht normal zur Blattfläche steht, so bildet er unter vielen anderen auch einen Minimalwinkel mit der Blattebene; diesem Winkel lege man einen Drehsinn dadurch bei, daß man überlegt, in welcher Richtung der Pfeil um den Schwerpunkt gedreht werden muß, damit er diesen Winkel überstreicht. Im nämlichen Drehsinne muß dann der Schwerpunkt nach der obigen Erklärung zu Fig. 6 die elliptische Kurve durchlaufen. Dieses Resultat kann durch Beobachtung leicht nachgeprüft werden. Der Hauptinhalt der ganzen Erklärung ist: Das Blatt wendet, mit dem Winde gehend, diesem die Breitseite zu, gegen den Wind dagegen geht es, indem es seine Blattfläche möglichst parallel der Windrichtung stellt, damit der Widerstand so klein wie möglich wird. Diese günstige Einstellung wird zwangsweise im richtigen Augenblick durch die mechanischen Eigenschaften des Stieles bewirkt.

#### 4. Nachahmung des Zitterns mit Hilfe von Blattmodellen.

Nach längeren Vorversuchen gelang es, Modelle herzustellen, deren Zitterbewegungen in jeder Hinsicht denen natürlicher Espenblätter entsprachen. Die Blattspreite bestand aus Glimmerblättchen von Quadratform (Seitenlänge 30 mm), oder von Kreisform (Radius 15 mm), oder Rechtecksform (lange Seite horizontal, kurze vertikal, Stiel parallel zur kurzen Rechtecksseite) oder Ellipsenform (lange Achse 50 mm horizontal, kurze Achse 25 mm vertikal, Stiel in der Verlängerung der kurzen Achse). Als Stiel diente durchweg Kupferdraht von ca.  $\frac{1}{5}$  mm Durchmesser und etwa 50 mm Länge. Die Modelle mit quadratischer und kreisförmiger Blattfläche zitterten jedoch nur dann, wenn der Stiel auf etwa  $\frac{1}{4}$  seiner Länge durch Hämmern oder Walzen abgeflacht war, so daß die Abflachungsebene normal zur Blattfläche stand. Die Größe des Modells hat auf die Bereitwilligkeit zur Zitterbewegung im Schwingungsverhältnis 1:1 keinen Einfluß, denn Modelle aus papierüberzogenen quadratischen Holzrahmen von 60 cm Seitenlänge an Holzstielen von 120 cm Länge und  $(8 \times 16)$  mm<sup>2</sup> Querschnitt zitterten tadellos, wenn die 16 mm lange Seite des Stielquerschnittes hochkant, also normal zur Blattfläche stand, also der Stab mit der Schmalseite auf die Blattfläche geleimt war.



# Über Wärmeproduktion bei keimenden Samen.

Von

Erich Leick, Konstantinopel.

Der Stoffwechsel der oxydativen Atmung ist stets von einer positiven Wärmetönung begleitet.<sup>1)</sup> Die dadurch bedingte Temperaturerhöhung läßt sich bei vielen Pflanzen während des Keimungsstadiums besonders leicht nachweisen.<sup>2)</sup> Einmal besitzen keimende Samen eine sehr beträchtliche Atmungsintensität,<sup>3)</sup> zum anderen scheint gerade während der ersten Entwicklungsperiode ein besonders großer Bruchteil der im Atmungsstoffwechsel entbundenen Energie in Wärmebewegung transformiert zu werden.<sup>4)</sup> Nehmen wir noch hinzu, daß der Keimungsprozeß unabhängig vom Lichte verläuft, daß infolge des Fehlens der Blattoorgane die Verdunstung eine geringfügige ist, daß die meist schwache Oberflächenentwicklung einer Wärmeanhäufung Vorschub leistet, und daß die Homogenität des ganzen Organs auch eine entsprechende Gleichartigkeit seines physiologischen Zustandes zur Folge hat, so erscheint es verständlich, daß an keimenden Samen besonders zahlreiche thermometrische und kalorimetrische Messungen vorgenommen worden sind. Gerade bei keimenden Samen ist der Gedanke sehr naheliegend, Wachstum, Atmung und Wärmeproduktion könnten nicht nur in kausaler Verbindung stehen, sondern auch direkt einander proportional sein.<sup>5)</sup> Dieser Satz bedarf aber

<sup>1)</sup> Vergl. Leick, E., Über Wärmeproduktion u. Temperaturzustand lebender Pflanzen. (Biolog. Centralbl. Bd. 36. 1916.) — Leick, E., Über das thermische Verhalten d. Vegetationsorgane. (Sep. a. d. Mittl. d. naturwiss. Ver. f. Neuorpomm. u. Rügen. Bd. 43. 1911. p. 3—5.)

<sup>2)</sup> Deswegen benutzt man keimende Samen sehr häufig zur Demonstration des Wärmephänomens.

<sup>3)</sup> „L'intensité de la respiration varie avec le développement pendant la période germinative, par exemple, elle passe par un maximum.“ Vergl. Bonnier, Gaston, u. Mangin, Louis, Recherches sur la respiration des tissus sans chlorophylle. (Ann. d. scienc. nat. Sér. 6. Bot. T. 18. 1884. p. 380.)

<sup>4)</sup> Vergl. p. 3 d. vorliegenden Arbeit.

<sup>5)</sup> Vergl. Leick, E., Über d. thermische Verhalten ruhender Pflanzenteile (Knollen, Zwiebeln, Früchte, lufttrockene Samen). (Zeitschrift f. Naturwiss. — Im Druck!) — Leick, E., Über d. therm. Verhalten der Vegetationsorgane. (Sep. a. d. Mittl. d. naturwiss. Ver. f. Neuorpommern u. Rügen. Bd. 43. 1911. p. 7.)

einer sehr weitgehenden Eiuschränkung. Mag auch zwischen Atmung und Wärmeproduktion oft ein annähernd proportionales Verhältnis bestehen,<sup>1)</sup> zwischen Wachstum und Atmung ist das keineswegs der Fall. Ich brauche ja nur an die Blütenstände der Araceen zu erinnern.<sup>2)</sup>

Die Atmungsintensität wird entweder aus dem Sauerstoffkonsum oder aus der Kohlensäureabgabe erschlossen. Macht man die in vielen Fällen sicher zutreffende Annahme, das Atmungsmaterial hätte vornehmlich aus Kohlenhydraten bestanden, so läßt sich unter Zugrundelegung des Gaswechsels die reale Wärmeproduktion in Kalorien berechnen. Diese berechnete Wärmemenge braucht nicht in allen Fällen der empirischen, d. h. der durch direkte Kalorimetermessung gefundenen, genau zu entsprechen. Namentlich G. Bonnier hat bei keimenden Samen von Roggen, Bohnen und Erbsen<sup>3)</sup> und später bei keimender Gerste<sup>4)</sup> mit Hilfe des Kalorimeters eine grössere Anzahl von Wärmeeinheiten ermittelt, als die Berechnung ergab. Die Unrichtigkeit der älteren Bonnier'schen Angaben hat Rodewald durch folgende Berechnung eruiert.<sup>5)</sup> Alle im Kalorimeter entbundene Energie muß der Substanz des keimenden Samens entstammen. Bonnier gibt nun an, daß von 1 g Pflanzensubstanz pro Minute bis zu 120 Kalorien entwickelt würden. Die Verbrennungswärme des Erbsenmehls, um die es sich hier handelt, beträgt nach den Ermittlungen Franklands<sup>6)</sup> 3936 Kalorien. Nehmen wir auch nur den Mittelwert des Bonnier'schen Resultates, d. h. 60 Kal. pro 1 g und pro 1 Min., und setzen obendrein noch als Verbrennungswärme des Erbsenmehls 4800 Kal. an, so würde trotzdem bei einem ungefähr gleichmäßigen Verlaufe der Keimung die gesamte Substanz des Samens bereits in 80 Min. restlos oxydiert sein. Das stimmt naturgemäß nicht mit den Tatsachen überein. Bei seinen späteren Untersuchungen<sup>7)</sup> fand Bonnier für 1 kg Pflanzensub-

<sup>1)</sup> „Jedenfalls haben wir kein Recht, unter allen Umständen eine Proportionalität zwischen Atmung und Wärmeproduktion anzunehmen, sondern wir müssen an Hand der Tatsachen vielmehr zu der Überzeugung kommen, daß je nach den äußeren Verhältnissen und dem Entwicklungszustande eines Organes prozentual verschiedene Mengen der Atmungsenergie als Wärme hervortreten.“ Leick, E., l. c. 1911. p. 10.

<sup>2)</sup> Vergl. Leick, E., Untersuchungen üb. d. Blütenwärme d. Araceen. Greifswald 1910. — Leick, E., Die Erwärmungstypen d. Araceen u. ihre blütenbiolog. Deutung. (Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. Bd. 33. 1915. p. 518–536.)

<sup>3)</sup> Bonnier, G., Sur la quantité de chaleur dégagée par les végétaux pendant la germination. (Bull. d. la soc. botan. de France. T. 27. 1880. p. 141.)

<sup>4)</sup> Bonnier, G., Recherches sur la chaleur végétale. (Ann. d. scienc. nat. Sér. 7. Botan. T. 18. 1893. p. 1–34. — Vergl. auch Leick, E., Über d. therm. Verhalten ruhender Pflanzenteile. (Zeitschr. f. Naturwiss. — Im Druck!)

<sup>5)</sup> Rodewald, H., Über d. Wechselbeziehung zwischen Stoffumsatz und Kraftumsatz in keimenden Samen. (Journ. f. Landw. Bd. 31. 1883. p. 439.)

<sup>6)</sup> Frankland, Jahresber. f. Chem. 1866. p. 734.

<sup>7)</sup> Bonnier, G., l. c. 1893. p. 1–34.

stanz pro Stunde als empirische Wärmemenge 3,72 Kal.<sup>1)</sup>, während die Berechnung aus dem Sauerstoffverbrauch 2,7 Kal., die gleiche Berechnung aus der Kohlensäureproduktion sogar nur 1,74 Kal. ergab.<sup>2)</sup> Eine derartige ansehnliche Wärmeproduktion würde in gutem Einklange stehen mit der sehr bedeutenden Temperatursteigerung, die den Keimungsprozeß zu begleiten pflegt. Die Differenz zwischen den tatsächlich zu Tage tretenden Kal. und den aus dem Atmungsgaswechsel berechneten versucht Bonnier durch die Annahme umfangreicher Spaltungsprozesse, die neben der Sauerstoffatmung einherlaufen sollen, zu erklären. Wie weit ein derartiger hypothetischer Schluß den Tatsachen entspricht, muß dahingestellt bleiben. Da auch die auf anderem Wege ermittelten Resultate Wilsings und Rodewalds, von denen weiter unten die Rede sein soll,<sup>3)</sup> ergeben haben, daß zum mindesten ein sehr hoher Prozentsatz<sup>4)</sup> der im Atmungsprozeß entbundenen Energiemenge der Wärmeerzeugung anheimfällt, so ergibt sich daraus wohl mit großer Wahrscheinlichkeit, daß die Differenz zwischen der möglichen und der empirischen Wärmebildung nicht durch die mit dem Wachstum verbundene Arbeitsleistung zustande kommt.<sup>5)</sup> Dieser Annahme würde auch die — allerdings noch nicht sichergestellte — Tatsache entsprechen, daß in späteren Entwicklungsstadien der Pflanze, in denen die Wachstumstätigkeit schon bedeutend eingeschränkt ist, die empirische Wärmeproduktion geringer ausfällt als die berechnete.<sup>6)</sup> Übrigens muß auch darauf hingewiesen werden, daß jeder mechanischen Leistung nur ein sehr unbedeutendes Wärmeäquivalent entspricht,<sup>7)</sup> und daß auch durch rein physikalische Vorgänge (Osmose, Imbibition usw.) sehr erhebliche Außenleistungen zustande kommen können.<sup>8)</sup> Doch haben wir wohl kaum zu erwarten, daß der Nutzeffekt der

<sup>1)</sup> Hier sind natürlich — ebenso wie bei den folgenden Angaben — kg-Kalorien gemeint.

<sup>2)</sup> Vergl. Pfeffer, W., Handb. d. Pflanzenphys. 2. Aufl. Bd. 2. 1904. p. 833—834. — Bonnier, G., Ann. d. scienc. nat. Sér. 7 Botan. T. 18. 1893. p. 27—28.

<sup>3)</sup> Vergl. p. 12, 23 u. 28 der vorliegenden Arbeit.

<sup>4)</sup> Eine Ausnahme macht ein Versuch Rodewalds, bei dem nur 48% der Atmungsenergie für die Wärmeproduktion Verwendung fanden. Rodewald hebt dabei selber die Möglichkeit eines Versuchsfehlers hervor. — Vergl. Rodewald, H., Quantitative Untersuch. üb. die Wärme- u. Kohlensäure-Abgabe atmender Pflanzenteile. (Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 18. 1887. p. 263—345. — Rodewald, H., Untersuch. üb. d. Stoff- u. Kraftumsatz im Atmungsprozeß d. Pfl. (Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 19. 1888. p. 221—294.)

<sup>5)</sup> Vergl. Pfeffer, W., Handb. d. Pflanzenphys. 2. Aufl. Bd. 2. 1904. p. 833. „Aus den besagten Verhältnissen ist aber zu ersehen, daß die Differenz zwischen der gefundenen und berechneten Wärmeproduktion nicht durch die Arbeitsleistungen bei dem Wachstum bedingt sind.“

<sup>6)</sup> Bonnier, G., Recherches sur la chaleur végétale. (Ann. d. scienc. nat. Sér. 7. Botan. T. 18. 1893. p. 1—34.) Bonnier ist der Ansicht, daß die später in der Pflanze vor sich gehende Speicherung von Reservematerial mit wärmebindenden Kondensationen verknüpft ist.

<sup>7)</sup> 42350 gcm = 1 g-Kalorie.

<sup>8)</sup> Vergl. p. 5 der vorliegenden Arbeit. — Rodewald, H., Journ. f. Landw. Bd. 31. 1883. p. 438—439.

pflanzlichen Zelle viel erheblicher ausfällt als der der tierischen. Er wird zwar den Nutzeffekt unserer Wärmekraftmaschinen wesentlich übersteigen, aber trotzdem voraussichtlich noch nicht 50 % der aufgewendeten Energie erreichen.

Eine ganz andere Frage ist es, ob nicht durch jede Arbeitsleistung — ähnlich wie im tierischen Organismus — eine Steigerung der Wärmeproduktion hervorgerufen wird. Die bisher bekannten Tatsachen würden einer derartigen Annahme nicht widerstreiten, aber sie sind auch keineswegs imstande, sicheren Vermutungen als Grundlage zu dienen. Mit Recht hebt daher W. Pfeffer hervor: „Ob bei den Pflanzen, analog wie bei den Tieren (bei denen allerdings die experimentelle Prüfung leichter ist), mit der Steigerung der äußeren Arbeitsleistung eine Zunahme oder eine Abnahme der Wärmeproduktion verknüpft ist, wurde noch nicht untersucht.“<sup>1)</sup>

Die einwandfreie Feststellung der beim Keimungsprozeß produzierten Wärmeeinheiten wird durch die Begleiterscheinungen der Quellung sehr erschwert. Kommen trockene Samen mit Wasser in Berührung, so erfolgt eine sehr energische Wasseraufnahme, die mit einer Volumenvergrößerung Hand in Hand geht. Zwei Faktoren sind es, die diese Wirkung zustande bringen, einmal die osmotische Energie, zum anderen die Quellung.<sup>2)</sup> Als quellbares Material dienen die Membranen und in noch viel höherem Maße die gespeicherten Stärkemassen.<sup>3)</sup> Für die Beurteilung der Quellungserscheinungen ist die Vorstellung maßgebend, die man sich von der Molekularstruktur eines Körpers macht. Entweder haben wir mit Naegeli<sup>4)</sup> anzunehmen, daß alle quellbaren Substanzen sich aus Mizellen zusammensetzen, die sich mit einer mehr oder weniger mächtigen Wasserhülle umgeben können, oder wir sprechen den quellbaren Körpern nach Bütschli<sup>5)</sup> eine

<sup>1)</sup> Pfeffer, W., Handb. d. Pflanzenphys. 2. Aufl. Bd. 2. 1904. p. 834.

<sup>2)</sup> Wiesner führt die Wärmeentbindung bei der Quellung auf die Verdichtung des Wassers in den Geweben des Samens zurück. — Vergl. Wiesner, J., Experimental-Unters. üb. d. Keimung d. Samen. (Sitzungsber. d. Ksl. Akad. d. Wiss. Wien. Bd. 64, I. 1871. p. 415 ff.) — Pfeffer, W., Handb. d. Pflanzenphys. 2. Aufl. Bd. 1. 1897. p. 63.

<sup>3)</sup> Rodewald, H., Üb. d. Quellung der Stärke. (Die landw. Versuchsstat. Bd. 45. 1894. p. 201–227.) — Rodewald, H., Unters. üb. die Quellung d. Stärke. Kiel u. Leipzig. 1896. — Rodewald, H., Üb. Quellungs- u. Benetzungsercheinungen. (Zeitschr. f. physik. Chem. Bd. 33. 1900.) — Rodewald, H., u. Kattein, A., Die spezifische Wärme d. Weizenstärke als Funktion ihres Wassergehaltes u. d. Temperatur. (Zeitschr. f. physik. Chem. Bd. 33. 1900. p. 540–544.) — Rodewald, H., u. Kattein, A., Üb. natürliche u. künstl. Stärkekörner. (Zeitschr. f. physik. Chem. Bd. 33. 1900. p. 579–592.) — Riecke, E., Zur Lehre von d. Quellung. (Nachricht. d. Kgl. Ges. d. Wissensch. zu Göttingen. Math.-physik. Kl. 1894. Heft 1.)

<sup>4)</sup> Nägeli, C. v., Pflanzenphysiolog. Untersuchungen. Bd. 3. 1858. — Nägeli, C. v., Theorie d. Gärung. 1879. p. 133. — Nägeli, C. v., Mechan.-physiolog. Theorie der Abstammungslehre. München u. Leipzig. 1884.

<sup>5)</sup> Bütschli, O., Unters. üb. die mikroskop. Schäume u. d. Protoplasma. Leipzig. — Bütschli, O., Verhandl. d. Naturhist. Ver. Heidelberg. N. F. Bd. 6. p. 287.



waben- oder netzartige Struktur zu, deren Hohlräume von Füllwasser eingenommen werden. Inwieweit die mannigfachen Beobachtungstatsachen der einen oder der anderen Theorie als Grundlage dienen können, soll hier nicht untersucht werden.<sup>1)</sup> Die Erfahrung hat gelehrt, daß die Intensität der Wasseraufnahme von dem Trockenheitsgrade abhängig ist, und daß eine verschieden feste Bindung des Quellungswassers erfolgt.<sup>2)</sup> Durch die Quellung kann eine überraschend große Arbeitsleistung zustande kommen. Ein quellender Holzkeil vermag das festeste Gestein zu sprengen, und quellende Erbsen treiben die Knochennähte des Schädels mit Leichtigkeit auseinander. Bei einem Versuche von Hales vermochten quellende Erbsen den mit 83,5 kg beschwerten Deckel eines eisernen Gefäßes zu heben.<sup>3)</sup> H. Rodewald wies nach, daß 1 g trockene Stärke beim Quellen einen Druck von 2523 Atmosphären auszuüben vermag.<sup>4)</sup> Die maximale Arbeit, die durch 1 g Stärke geleistet werden kann, beträgt demnach 1125 gm. Für lufttrockenes Laminarialaub bestimmte J. Reinke die von 1 kg beim Quellen geleistete Arbeit auf 200 kgm.<sup>5)</sup> Der Quellungsprozeß ist stets mit einer positiven Wärmetönung verknüpft. Unter „Quellungswärme“ versteht man diejenige Wärmemenge, die durch die Sättigung einer Gewichtseinheit trockener Substanz mit Wasser bei normalem Luftdrucke zustande kommt.<sup>6)</sup> Die Quellungswärme ist der absoluten Temperatur proportional und beträgt für Stärke bei 0° 21,64 Kal. Die mögliche Arbeitsleistung beträgt in diesem Falle 11,33% der Quellungswärme.

Da die durch den Quellungsprozeß erzeugte Wärme in keinem unmittelbaren Zusammenhange mit den vitalen Vorgängen steht, sondern lediglich auf rein physikalische Ursachen zurückzuführen ist, kommt sie für das Problem der physiologischen Wärmepro-

<sup>1)</sup> Vergl. Jost, L., Vorlesungen üb. Pflanzenphys. 2. Aufl. Jena 1908. p. 482—484. — Vergl. auch Wiesner, Jul., Untersuch. üb. d. Organisation der veget. Zellhaut. (Sitzungsber. d. Ksl. Ak. d. Wiss. Wien. Bd. 93. 1886.) — Wiesner, Jul., Anatomie u. Physiologie d. Pfl. 5. Aufl. Wien 1906. p. 34.

<sup>2)</sup> Reinke, Joh., (Unters. üb. Quellung. Hansteins bot. Abhandlung. Bd. 4. 1879. p. 70) konnte an einem Laminariastück, das 1,026 g H<sub>2</sub>O aufgenommen hatte, nachweisen, daß successiv pro Stunde folgende Wassermengen abgegeben wurden: 148 mg; 115 mg; 105 mg; 91 mg; 74 mg; 84 mg; 68 mg; 57 mg; 51 mg.

<sup>3)</sup> Pfeffer, W., Handb. d. Pflanzenphys. 2. Aufl. Bd. 1. 1897. p. 64. — Vergl. auch die umfangreiche Literatur über diesen Gegenstand, z. B.: Gain, Bullet. d. l. soc. botan. d. France. T. 41. 1894. p. 490. — Bogdanoff, Landw. Versuchs-Stat. Bd. 42. 1893. p. 311. — Coupin, Ann. d. scienc. nat. Sér. 8. Bot. T. 2. 1895. p. 129. — Régnard, Compt. rend. d. l. soc. d. Biolog. 1889. p. 252. — Schindler, Wollnys Forsch. auf d. Gebiete d. Agrikulturphysik. Bd. 4. 1881. p. 194. — Nobbe, Samenkunde. 1876.

<sup>4)</sup> Rodewald, H., Üb. d. Quellung d. Stärke. (Die landw. Versuchs-Stat. Bd. 45. 1894. p. 227.) — Rodewald, H., Thermodynamik d. Quellung mit spezieller Anwendung auf die Stärke u. deren Molekulargewichtsbestimmung. (Zeitschr. f. physik. Chemie. Bd. 24, II. 1897. p. 193—218.)

<sup>5)</sup> Reinke, Joh., Unters. üb. Quellung. (Hansteins botan. Abhandl. Bd. 4. 1879. p. 59.)

<sup>6)</sup> Rodewald, H., l. c. 1894. p. 225.

duktion nicht weiter in Betracht. Auf den Temperaturzustand keimender Samen vermag sie allerdings einen sehr erheblichen Einfluß auszuüben. Ihre Wirkung erstreckt sich aber nur auf wenige Stunden. Sobald die Quellung ihren Höhepunkt erreicht hat, sinkt der Wert der Quellungswärme auf 0° herab. Temperaturüberschüsse, die nach diesem Zeitpunkte beobachtet werden, sind also einzig und allein der physiologischen Oxydation zuzuschreiben. Die Erwärmungskurve quellender und keimender Samen zeigt dementsprechend zwei Maxima, von denen das erste schon nach wenigen Stunden erreicht wird und durch den Quellungsprozeß bedingt ist.<sup>1)</sup> Dieses erste Maximum kommt auch dann zustande, wenn man gemahlenen Samen anwendet<sup>2)</sup> oder die Untersuchungsobjekte in ein irrespirables Gas bringt. In beiden Fällen bleibt das zweite Maximum, das ja an den normalen Ablauf physiologischer Vorgänge gebunden ist, aus.<sup>3)</sup> Das mag genügen, um eine richtige Beurteilung der verschiedenen Versuchsergebnisse zu ermöglichen.

Wir gehen jetzt dazu über, die wichtigsten Resultate der einschlägigen Arbeiten zusammenzustellen. Schon seit sehr langer Zeit war die Tatsache bekannt, daß beim Mälzen der Gerste eine beträchtliche Temperatursteigerung zustande kommt, deren verderblicher Wirkung man durch Umschaukeln der keimenden Samenhäufen begegnen muß. Kurze Hinweise auf diese Erscheinung finden sich bei Thomson<sup>4)</sup> und später bei Tiedemann (1830)<sup>5)</sup>

<sup>1)</sup> Vergl. d. Untersuchungen von Jul. Wiesner auf p. 22 der vorliegenden Arbeit.

<sup>2)</sup> Jul. Wiesner verwendete zu einem derartigen Versuche 25 g gemahlenen Hanfsamen, der mit destilliertem Wasser übergossen wurde. Folgende Temperaturen traten dabei zu Tage:

Temp. d. gemahlenen Samen vor d. Befeuchtung.	Nach d. Befeuchtung.	Diff.
1) 21,8°	22,6°	0,8°
2) 21,9°	23,1°	1,2°
2) 22,1°	23,6°	1,5°
4) 21,5°	22,5°	1,0°
5) 21,6°	22,5°	0,9°

Wiesner, J., Experimental-Untersuchungen üb. die Keimung d. Samen (Sitzungsber. d. Ksl. Akad. d. Wiss. zu Wien. Bd. 64, I. 1871. p. 415 f. Heft 1—5).

<sup>3)</sup> Auch in einer völlig sauerstofffreien Atmosphäre verschwindet die Eigenwärme nicht vollkommen, da an die Stelle der aëroben Atmung die intramolekulare Atmung tritt, durch die wenigstens noch Spuren von Wärme entbunden werden. J. Eriksson stellte folgende durch intramolekulare Atmung hervorgerufenen Temperaturüberschüsse fest:

Keimpfl. von	<i>Hordeum vulgare</i>	+ 0,2° C.
„ „	<i>Raphanus sativus</i>	+ 0,2° C.
„ „	<i>Ervum Lens</i>	+ 0,2° C.
„ „	<i>Trifolium pratense</i>	+ 0,1° C.
„ „	<i>Avena sativa</i>	+ 0,1° C.
„ „	<i>Cannabis sativa</i>	+ 0,1° C.

Eriksson, J., Über Wärmebildung durch intramolekulare Atmung. (Unters. a. d. Bot. Inst. zu Tübingen. Bd. 1. Leipzig 1881—1885. p. 112.)

<sup>4)</sup> Thomson, Système de Chimie. 5. éd. T. 4. p. 344.

<sup>5)</sup> Tiedemann, Die Physiologie des Menschen. Bd. 1. 1830. p. 451—452.

Die sehr unklaren und verworrenen Vorstellungen, die man zu Beginn des vorigen Jahrhunderts vom Keimungsprozesse hatte,<sup>1)</sup> brachten es zuwege, daß man dem ganzen Vorgange und seinen Begleiterscheinungen vom Standpunkte des Physiologen aus nur wenig Bedeutung beimaß und das Studium der Keimungswärme völlig vernachlässigte. Die ersten genauen Untersuchungen auf diesem Gebiete verdanken wir H. R. Göppert (1832).<sup>2)</sup> Er bediente sich bei seinen Versuchen der sog. Zusammenhäufungsmethode. Keimende Samen wurden in ein Holzgefäß, das mit einer Werghülle umgeben war, gebracht. Durch den durchbohrten Deckel des Gefäßes wurde ein genau kalibriertes Thermometer bis zur Mitte des Haufens eingeführt.<sup>3)</sup> Die Beobachtungen fanden in einem Raume von ungefähr konstanter Temperatur statt.<sup>4)</sup> Bei diesem Verfahren muß allerdings sorgfältig darauf Bedacht genommen werden, daß die Untersuchungsobjekte nicht durch Schimmelbildung und Fäulnis anormal beeinflusst werden. Aus diesem Grunde sind langsam keimende, voluminöse Samen — wie die von *Phaseolus* und *Vicia Faba* — und viel Schleim enthaltende Samen — wie die Leim- und Quittensamen — überhaupt nicht verwendbar, und auch bei anderen Keimlingen sind meist nur die Versuchsergebnisse der ersten Tage völlig einwandfrei. Außerdem muß berücksichtigt werden, daß die Untersuchungsobjekte bei dieser Methode keineswegs unter naturgemäßen Lebensbedingungen stehen. Die Transpiration ist sehr eingeschränkt, die Wachstumsvorgänge sind durch Lichtmangel verändert, die Atmung zeigt infolge der Wärmestauung und der Anhäufung von Kohlendioxyd im geschlossenen Raume eine mehr oder weniger erhebliche Beeinflussung. Die erzielten Temperaturüberschüsse hängen selbstverständlich in erster Linie von der Menge des zusammengehäuften Materials und der Wärmeundurchlässigkeit der Umhüllung ab.<sup>5)</sup> Je mehr Samen man übereinander schichtet, und je sorgfältiger man sie mit schlechten Wärmeleitern umgibt, umso beträchtlicher fällt die Erwärmung aus. Die so gewonnenen Resultate lassen sich also nur

<sup>1)</sup> Der Keimungsprozeß wurde von Lord Bacon für eine Art von Fäulnis gehalten. Spätere Forscher (z. B. Hornberg, Lemery, Malpighi, Böhmer, Senebier) bezeichneten ihn als eine „weilige Gährung“. Vergl. Göppert, H. R., Ü. Wärmeentwicklung in lebenden Pflanzen. Ein Vortrag. Wien 1832. p. 8—9.

<sup>2)</sup> Göppert, H. R., l. c. 1832.

<sup>3)</sup> Vergl. Leick, E., Ü. d. therm. Verhalten d. Vegetationsorgane. (Sep. a. d. Mittl. d. naturwiss. Ver. f. Neuvorpommern u. Rügen. Bd. 43. 1911. p. 26.) — Hier finden sich auch Angaben über die Erwärmung zusammengehäufter Sproßteile. Genau die gleiche Untersuchungsmethode wurde in neuerer Zeit von H. Molisch angewendet. Vergl. Molisch, H., Ü. hochgradige Erwärmung lebender Laubblätter. (Bot. Ztg. Bd. 66, I. 1908. p. 211—233.)

<sup>4)</sup> Um verlässliche Resultate zu gewinnen, ist es unumgänglich notwendig, die Außentemperatur konstant zu erhalten. Vergl. hierüber: Leick, E., Ü. Wärmeproduktion u. Temperaturzustand lebender Pflanzen. (Biolog. Centralbl. Bd. 36. 1916.) — Leick, E., Unters. ü. d. Blütenwärme d. Araceen. (Greifswald 1910. — Leick, E., Studien ü. Wärmeentwicklung bei Blütenständen u. Einzelblüten (mit Ausschluß d. Araceenblütenstände). Biblioth. botan. (Im Druck!)

<sup>5)</sup> Vergl. Leick, E., l. c. 1910. p. 13—14.

innerhalb sehr weiter Grenzen miteinander in Vergleich stellen. Schließlich ist auch noch darauf Bedacht zu nehmen, daß die Außentemperatur möglichst konstant sein muß, damit nicht allein durch ihre Schwankungen Temperaturdifferenzen zustande kommen.<sup>1)</sup> Eine der Goeppert'schen Versuchsreihen mag hier folgen:<sup>2)</sup>

## Differenz:

Zeit (1831). Beobachtungs- raum.				
	1) 1500 g Weizen, 2 Tg. gequoll.	2) 1500 g Hafer, 4 Tg. gequoll.	3) 1500 g Mais, 3 Tg. gequoll.	
23. April	12,0° R.	+ 1,0° R.	+ 1,0° R.	+ 1,0° R.
24. "	11,1° "	6,9° "	5,9° "	3,9° "
25. "	10,8° "	9,2° "	9,2° "	5,2° "
26. "	10,5° "	9,5° "	9,5° "	6,5° "
27. "	8,6° "	11,4° "	11,4° "	9,4° "
28. "	9,6° "	13,4° "	12,4° "	8,4° "
29. "	11,7° "	11,3° "	10,3° "	7,3° "
30. "	12,8° "	10,2° "	9,2° "	4,2° "
1. Mai	13,4° "	10,6° "	10,6° "	3,6° "
2. "	12,0° "	12,0° "	13,0° "	5,0° "
3. "	12,4° "	11,6° "	12,6° "	3,6° "
4. "	14,4° "	10,6° "	11,6° "	1,6° "
5. "	13,1° "	14,9° "	14,9° "	2,9° "

Dazu ist allerdings zu bemerken, daß die letzten Temperaturdifferenzen beim Weizen und beim Hafer sicherlich durch die Tätigkeit von Mikroorganismen (Schimmelbildung und Fäulnis zeigten sich schon Ende April!) anormal gesteigert sind. Die störende Wirkung der Quellung konnte sich nicht bemerkbar machen, da die Ablesungen erst nach vollendeter Quellung begannen.

Berücksichtigen wir nur die ersten Beobachtungstage, in denen der Keimungsprozeß noch völlig normal verlief, so lassen sich aus den Goeppert'schen Angaben folgende Mittelwerte berechnen:

## Temperaturüberschuß:

1) <i>Carum carvi.</i>	}	Mittel aus 10 Beobachtungstagen	5,3° C.
1 kg, 24 Std. eingeweicht			
2) <i>Zea Mais.</i>	}	Mittel aus 12 Beobachtungstagen	6,1° C.
1,5 kg, 3 Tg. eingeweicht			
3) <i>Cannabis sativa.</i>	}	Mittel aus 6 Beobachtungstagen	6,9° C.
0,5 kg, 24 Std. eingeweicht			
4) <i>Pisum sativum.</i>	}	Mittel aus 6 Beobachtungstagen	8,3° C.
1,5 kg, 24 Std. eingeweicht			
5) <i>Avena sativa.</i>	}	Mittel aus 5 Beobachtungstagen	9,3° C.
1,5 kg, 4 Tg. eingeweicht			
6) <i>Triticum vulgare.</i>	}	Mittel aus 5 Beobachtungstagen	9,5° C.
1,5 kg, 2 Tg. eingeweicht			
7) <i>Spergula arvensis.</i>	}	Mittel aus 5 Beobachtungstagen	11,9° C.
0,5 kg, 24 Std. eingeweicht			
8) <i>Trifolium repens.</i>	}	Mittel aus 4 Beobachtungstagen	15,4° C.
1 kg, 24 Std. eingeweicht			
9) <i>Brassica napus.</i>	}	Mittel aus 8 Beobachtungstagen	17,0° C.
1 kg, 24 Std. eingeweicht			

<sup>1)</sup> Vergl. p. 7 der vorliegenden Arbeit.

<sup>2)</sup> Goeppert, H. R., l. c. 1832. p. 12.



Besonders bemerkenswert ist der hohe Eigenwärmegrad ölhaltiger Samen (*Brassica napus*). Wir werden auf die Bedeutung dieser Erscheinung weiter unten zu sprechen kommen.<sup>1)</sup>

Daß die Wärmeentwicklung tatsächlich durch den Keimungsprozeß bedingt ist, daß aber die später einsetzende Tätigkeit der Schimmelpilze und der Bakterien ganz unabhängig vom Keimungsvorgange ebenfalls eine Erwärmung zur Folge hat, wurde durch nachstehenden Versuch klar bewiesen. 1 kg Weizenkörner wurde 3 Tage lang in 60% igem Alkohol eingeweicht, dann ausgewaschen und zum Keimen angesetzt. Da der Quellungsprozeß bereits beendet war, die Keimung aber infolge der Abtötung der Zellen unterblieb, so zeigte sich 9 Tage hindurch keine Spur von einer Temperaturerhöhung. Dann begannen die Schimmelpilze und die saprogenen Bakterien schnell um sich zu greifen und erzeugten durch ihr massenhaftes Auftreten und ihre intensive Atmungstätigkeit eine Erwärmung bis zu 33° R.<sup>2)</sup> Von älteren Autoren<sup>3)</sup> war die Ansicht vertreten worden, die Umwandlung der Stärke in Zucker, die während der Keimung erfolgt, sei ein rein chemischer, von den vitalen Erscheinungen unabhängiger Vorgang, und gerade durch ihn würde die Wärmeentbindung veranlaßt.<sup>4)</sup> Auch diese Anschauung wußte Goeppert experimentell zu widerlegen. 1 kg Weizensamen wurde so weit zur Keimung gebracht, daß Plumula und Würzelchen bereits die Länge des Samens zeigten, und die Vorratsstoffe wenigstens zum größten Teile in Zucker umgewandelt waren. Dann wurde die ganze Masse getrocknet und erst nach 3 Wochen von neuem befeuchtet.<sup>5)</sup> Die Keimlinge regenerierten die Wurzeln und zeigten dann eine völlig normale Weiterentwicklung. Obgleich also die Zuckerbildung so gut wie vollendet war, traten in den folgenden Tagen nachstehende Temperaturüberschüsse ein: + 2° R, + 5° R, + 8° R, + 16° R, (Schimmelbildung).<sup>6)</sup> Die wahre Ursache des Wärmephänomens blieb Goeppert als einem Anhänger der *vis vitalis* verborgen.

Auf einem völlig anderen Wege ist Boussingault (1838 und 1864)<sup>7)</sup> der Lösung des Problems nähergekommen. Seine

<sup>1)</sup> Vergl. p. 14 der vorliegenden Arbeit.

<sup>2)</sup> Vergl. Göppert, H. R., l. c. 1832. p. 15. — Wie hoch die Außentemperatur bei diesem Versuche war, gibt Göppert leider nicht an.

<sup>3)</sup> Kirchhof, Über Zuckerbildung aus Stärkemehl durch Kleber. (Schweigers Journ. Bd. 14. p. 385.)

<sup>4)</sup> Vergl. über die Umwandlung von Stärke in Zucker: Einhof, Gehlens neues allgem. Journ. d. Chemie. Bd. 4. p. 478. — Müller-Thurgau, H., Ü. Zuckeranhäufung in Pflanzenteilen infolge niederer Temperatur. (Landw. Jahrb. 1882. p. 751—828). — Müller-Thurgau, H., Über das Gefrieren u. Erfrieren der Pflanzen. II. Teil. (Landw. Jahrb. Bd. 15. 1886. p. 453—609.)

<sup>5)</sup> Bereits Th. de Saussure hatte nachgewiesen, daß bei vielen Samen die unterbrochene Keimung unter Neubildung des Würzelchens wieder aufgenommen werden kann.

<sup>6)</sup> Göppert, H. R., l. c. 1832. p. 16.

<sup>7)</sup> Boussingault, Recherches chimiques sur la végétation, entreprises dans le but d'examiner si les plantes prennent de l'azote à l'atmosphère. (Ann. de chimie et de phys. Sér. 2. T. 67. 1838. p. 5—54.) — Ann. d. scienc. nat. Sér. 2. Bot. T. 10. 1838. p. 257 ff. — Compt. rend. T. 58. 1864. p. 883 ff. — Vergl. auch: Sachs, Jul., Handbuch d. Experimental-Phys. d. Pfl. Leipzig 1865. p. 20—21 u. p. 362—363.

Untersuchungen lassen allerdings die bei der Keimung auftretende Wärme unberücksichtigt, aber die von ihm ausgeführten Elementaranalysen ermöglichen es, nicht nur einen genaueren Einblick in Wesen und Verlauf der Keimung zu gewinnen, sondern auch eine annähernde Berechnung über Umfang und Art der Energietransformationen aufzustellen. Ein solcher Versuch ist an Hand der Boussingault'schen Resultate von Jacob Schmitz<sup>1)</sup> unternommen worden. In den folgenden Ausführungen wollen wir uns die Hauptzüge seiner Beweisführung zu eigen machen. Die ersten Keimungsversuche stellte Boussingault bei Lichtzutritt an. Ein derartiges Verfahren ist aber nicht zulässig, da sich unmöglich der Zeitpunkt angeben läßt, wo die Keimung vollendet ist, und die assimilatorische Tätigkeit der Laubblättchen beginnt. Durch die Assimilation wird aber eine Stoffproduktion in die Wege geleitet, die die Spuren der Dissimilation, auf die es hier allein ankommt, mehr oder weniger verwischt. Diese Fehlerquelle vermied Boussingault später dadurch, daß er die Samen im Dunkeln keimen ließ. Die wichtigsten Ergebnisse waren folgende:<sup>2)</sup>

I. 10 Erbsen keimten im Dunkeln 26 Tage lang.

	C	H	O	N
Gesamtgewicht: 2,168 g; vor der Keimung:	1,040 g;	0,137 g;	0,897 g;	0,094 g;
- 1,007 „; nach der Keimung:	0,473 „;	0,065 „;	0,397 „;	0,072 „;
Gesamtverlust: 1,161 g;	Verlust: 0,567 g;	0,072 g;	0,500 g;	0,022 g;

II. 46 Weizenkörner keimten im Dunkeln 20 Tage lang.

	C	H	O	N
Gesamtgewicht: 1,628 g; vor der Keimung:	0,758 g;	0,095 g;	0,718 g;	0,057 g;
- 0,675 „; nach der Keimung:	0,293 „;	0,043 „;	0,282 „;	0,057 „;
Gesamtverlust: 0,953 g;	Verlust: 0,465 g;	0,052 g;	0,436 g;	0,000 g;

III. 1 Maiskorn keimte im Dunkeln 20 Tage lang.

	C	H	O	N
Gesamtgewicht: 0,5196 g; vor der Keimung:	0,2354 g;	0,0336 g;	0,2420 g;	0,0086 g;
- 0,2890 „; nach der Keimung:	0,1448 „;	0,0195 „;	0,1160 „;	0,0087 „;
Gesamtverlust: 0,2306 g;	Verlust: 0,0906 g;	0,0141 g;	0,1260 g;	0,0001 g;

Die Samen nehmen im Atmungsprozeß fortwährend Sauerstoff auf und geben Kohlendioxyd ab. Wir haben uns also vorzustellen, daß der verlorene Kohlenstoff eine Verbrennung zu Kohlensäureanhydrid erfahren hat. Von Verbindungen des Wasserstoffes kommt einzig und allein Wasser in Betracht, dessen Bildung von mehreren Forschern während der Keimung beobachtet wurde.<sup>3)</sup> Nehmen wir hinzu, daß die Verluste an Wasserstoff und

<sup>1)</sup> Schmitz, J., Üb. d. Eigenwärme d. Pfl. [Inaug.-Diss.] Jena 1870. p. 32—39.

<sup>2)</sup> Vergl. Sachs, J., Handb. d. Experimental-Physiol. d. Pfl. Leipzig 1865. p. 20—21. — Schmitz, J., l. c. 1870. p. 33—34.

<sup>3)</sup> Th. de Saussure wies zuerst nach, daß der Gewichtsverlust der Keimlinge erheblicher ist, als die Kohlensäurebildung zuläßt. — Saussure, Th. de Recherches chimiques sur la végétation. 1804. p. 17. — Einen direkten Beweis für die Bildung von  $H_2O$  während der Keimung lieferten Oudemans u. Rauwenhoff. — Vergl. Gries, Rech. anat. et phys. sur la germin. 1864. p. 14, und ferner: Laskowsky, Landw. Versuchsstat. Bd. 17. 1874. p. 231. — Vergl. auch: Pfeffer, W., Handb. d. Pflanzenphys. 2. Aufl. Bd. 1. 1897. p. 534. — Jost, L., Vorlesungen üb. Pflanzenphys. 2. Aufl. Jena 1908. p. 226.

an Sauerstoff annähernd in dem Verhältnis 1:8 stehen,<sup>1)</sup> d. h. also in demselben Verhältnis, in dem diese Elemente im Wasser verbunden sind, so bleibt wohl kaum ein Zweifel, daß der Wasserstoff zu  $H_2O$  oxydiert wurde. Die Stickstoffmenge hat so gut wie gar keine Veränderung erfahren. Jeder Oxydationsvorgang hat notwendig eine Entbindung von chemischer Energie zur Folge. Der Wert der transformierten Energiemenge läßt sich in Kalorien ausdrücken. Nehmen wir an, die Elemente befänden sich unverbunden nebeneinander im Samen, so können wir aus den Verbrennungswärmen von Kohlenstoff und Wasserstoff die freiwerdenden Kalorien berechnen. Diese Rechnung gestaltet sich für Erbse, Weizen und Mais folgendermaßen:

1 g Kohlenstoff liefert durch Verbrennung				8080 Kalorien
0,567 g	"	"	"	4581 "
(10 Erbsen)				
0,465 g	"	"	"	3757 "
(46 Weizenkörner)				
0,0906 g Kohlenstoff	"	"	"	732 "
(1 Maiskorn)				
1 g Wasserstoff liefert durch Verbrennung				34462 Kalorien
0,072 g	"	"	"	2481 "
(10 Erbsen)				
0,052 g	"	"	"	1792 "
(46 Weizenkörner)				
0,0141 g	"	"	"	486 "
(1 Maiskorn)				
1) 10 Erbsen:				Verbrennungswärme des C: 4581 Kalorien
				" " H: 2481 "
Gesamtmenge der entbundenen Energie:				7062 "
Jede Erbse produzierte also pro Tag:				27,2 "
2) 46 Weizenkörner:				Verbrennungswärme des C: 3757 Kalorien
				" " H: 1792 "
Gesamtmenge der entbundenen Energie:				5549 "
Jedes Weizenkorn produzierte also pro Tag:				6,0 "
3) 1 Maiskorn:				Verbrennungswärme des C: 732 Kalorien
				" " H: 486 "
Gesamtmenge der entbundenen Energie:				1218 "
Das Maiskorn produzierte also pro Tag:				60,9 "

Die vorstehenden Werte wurden ermittelt auf Grund der Annahme, daß die Elemente unverbunden im Samen vorhanden seien. Diese Annahme trifft aber auf keinen Fall zu, sondern der Samen setzt sich aus komplizierten organischen Verbindungen zusammen. Da die in Frage kommenden Verbindungen durchweg schon sauerstoffhaltig sind, so muß die oben berechnete Anzahl von Kalorien auf jeden Fall zu groß ausgefallen sein. Trotzdem sind bereits

<sup>1)</sup> Das Verhältnis H:O betrug genau berechnet bei den verschiedenen Objekten: Erbse 1:7,0; Weizen 1:8,4; Mais 1:8,9; (Bohne 1:8,0).

diese Werte ganz erheblich geringfügiger als die von G. Bonnier<sup>1)</sup> durch direkte Kalorimetermessung für Roggen, Bohnen und Erbsen gefundenen. Dieser Forscher gibt — wie schon erwähnt — an, daß in manchen Keimstadien pro 1 g und pro 1 Min. bis 120 Kal. entbunden würden. Wenn wir auch zugeben müssen, daß sich die oben von uns berechneten Zahlen als Durchschnittswerte aus einer ziemlich langen Keimzeit darstellen, daß sie sich auf eine kleinere Gewichtseinheit beziehen, und daß die gesamte freierwende Energie als Wärme zu Tage treten soll, so bleibt die Differenz doch noch immer sehr groß. Zu ihrer Ueberbrückung genügt nicht die unerwiesene Annahme umfangreicher Spaltungsvorgänge<sup>2)</sup> und auch nicht die von Wilsing aufgestellte Hypothese der Asparaginbildung.<sup>3)</sup> Wir kommen also auch auf diesem Wege zu der Überzeugung, daß die Bonnier'schen Resultate<sup>4)</sup> viel zu hoch ausgefallen sein müssen. In exakter Weise ist hierfür, wie wir sahen,<sup>5)</sup> von H. Rodewald der Beweis geliefert worden.

Wir haben uns jetzt die Frage vorzulegen, ob wir nicht in irgend einer Weise feststellen können, welcher Art die Substanzen waren, die der physiologischen Oxydation anheimgefallen sind. Alle oben erwähnten Samen bestehen zum weitaus größten Teile aus Stärke. Boussingault konnte nachweisen, daß 22 Maiskörner, die 6,386 g Stärke enthielten, nach 20 tägiger Keimung 5,609 g. d. h. also 88% ihres Gesamtgehaltes, an Stärke eingebüßt hatten.<sup>6)</sup> Außerdem war schon von Th. de Saussure<sup>7)</sup> dargetan worden, daß bei keimenden, stärkehaltigen Samen der Respirationsquotient  $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}_2} = 1$  ist, ein Umstand, der ebenfalls auf die Verbrennung von Kohlenhydraten schließen läßt. Sehen wir also zu, ob nicht die Atmungsverluste an C, H und O der prozentualen Zusammensetzung der Stärke entsprechen! 100 Teile Stärke enthalten:<sup>8)</sup>

49,38	Teile O
44,45	„ C
6,17	„ H

Wir vergleichen hiermit die prozentuale Zusammensetzung der oben angegebenen Verluste:

1) Bonnier, G., *Bullet. de la soc. botan. de France.* T. 27. 1880 p. 141.

2) Vergl. p. 3 der vorliegenden Arbeit.

3) Vergl. Wilsing, *Journ. f. Landw.* Bd. 32. 1884. — Rodewald, H., *Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot.* Bd. 19. 1888. p. 293.

4) Vergl. p. 2–3 der vorliegenden Arbeit.

5) Es handelt sich hier immer nur um die ältere Arbeit Bonniers (1880). Auf die neuere (1893) kommen wir erst später zu sprechen.

6) Vergl. Schmitz, J., *Üb. d. Eigenwärme der Pfl.* [Inaug.-Diss.] Jena 1870. p. 39.

7) Saussure, *Théod. de, Recherches chimiques sur la végétation.* 1804. (§ 2.)

8) H. Rodewald gibt folgende Zusammensetzung d. Stärke an: O 48,15%; C 44,44%; H 7,41%. — Vergl. Rodewald, H., *Journ. f. Landw.* Bd. 31. 1883. p. 412.



1) Erbse:	44,0% O
	49,8% C
	6,3% H
2) Weizen:	45,7% O
	48,8% C
	5,5% H
3) Mais:	54,6% O
	40,0% C
	6,2% H
4) Bohne:	49,1% O
	44,4% C
	6,5% H

Das Atmungsmaterial der Bohne würde demnach ziemlich genau die Zusammensetzung der Stärke zeigen. Bei Erbse und Weizen dagegen scheinen neben der Stärke auch noch geringe Mengen von sauerstoffärmeren Körpern (etwa Fette, Öle) in Betracht zu kommen. Im übrigen ist die Exaktheit der Analyse nicht derartig, daß wir eine genaue Uebereinstimmung in allen Fällen erwarten dürften. Wir können hiernach wohl als erwiesen ansehen, daß bei Erbse, Weizen, Mais und Bohne in erster Linie Stärke veratmet worden ist. Dann aber sind wir in der Lage, mit Hilfe der Verbrennungswärme der Stärke bedeutend zuverlässigere Werte für den tatsächlichen Energieumsatz als die oben angeführten zu berechnen. Die Verbrennungswärme des Erbsenmehls beträgt nach den Untersuchungen Franklands 3936 Kal.<sup>1)</sup> Weizen-, Mais- und Bohnenmehl können keine sehr wesentliche Abweichung von dieser Verbrennungswärme aufweisen. Für Kartoffel- und Reisstärke wurde eine mittlere Verbrennungswärme von 4116 Kal. festgestellt.<sup>2)</sup> Für unsere Berechnung, in der es sich ja doch nur um angenäherte Werte handelt, genügt es, 4000 Kal. als Verbrennungswärme zu Grunde zu legen. Daß die so gewonnenen Zahlen doch immer nur sehr bedingte Gültigkeit besitzen, geht daraus hervor, daß neben Stärke sehr wohl auch noch geringe Mengen anderer Substanzen mit einer viel beträchtlicheren Verbrennungswärme oxydiert sein können.

I. 10 Erbsen; 26 Tage Keimzeit.

Verlust an C + H + O = 1,139 g;

gesamte Verbrennungswärme = 4483 Kal. (7062);<sup>3)</sup>

jede Erbse produzierte also pro Tag **17,3** Kal. (27,2).

II. 46 Weizenkörner; 20 Tage Keimzeit.

Verlust an C + H + O = 0,953 g;

gesamte Verbrennungswärme = 3812 Kal. (5549);

jedes Weizenkorn produzierte also pro Tag **4,1** Kal. (6,0).

III. 1 Maiskorn; 20 Tage Keimzeit.

Verlust an C + H + O = 0,2306 g;

gesamte Verbrennungswärme = 922 Kal. (1218);

das Maiskorn produzierte also pro Tag **46,1** Kal. (60,9).

<sup>1)</sup> Frankland, Jahresber. f. Chem. 1866. p. 734. — Vergl. auch: Rodewald, H., Journ. f. Landw. Bd. 31. 1883. p. 439.

<sup>2)</sup> Vergl. Landw. Jahrb. Bd. 13. 1884. p. 554.

<sup>3)</sup> In Klammern sind die früher berechneten Werte beigegefügt.

## IV. 1 Bohne; 26 Tage Keimzeit.

Verlust an C + H + O = 0,3596 g;

gesamte Verbrennungswärme = 1438 Kal. (—);

die Bohne produzierte also pro Tag 55,3 Kal. (—).

Die große Verschiedenheit der vorstehenden Werte erklärt sich wohl in der Hauptsache aus der stark voneinander abweichenden Größe der Samen. Dabei ist zu beachten, daß das Volumen des Samens nach zwei Richtungen hin in Betracht kommt. Der größere Samen zeigt einmal eine größere Anzahl atmender Zellen, zum anderen aber auch einen größeren Vorrat an Atmungs-material, der es ermöglicht, viele Tage hindurch die gleiche Atmungsintensität zu unterhalten. Während ein Weizenkorn nach 20 Tagen Keimzeit nur noch eine sehr geringe Menge von Kohlenhydraten besitzt, zeigt die Bohne selbst nach 26 Tagen noch einen reichen Vorrat von Reservestoffen. Es unterliegt also keinem Zweifel, daß die mittlere Atmungsintensität bei großen Samen ungleich beträchtlicher ausfallen muß als bei kleinen. Damit stimmen die — allerdings im höchsten Grade aufrechtbaren — Resultate Bonniers überein.<sup>1)</sup> Weizenkeimlinge, deren Wurzeln durchschnittlich 1,5 cm, und deren Sprossen ca 1 cm maßen, wiesen trotz einer Keimzeit von nur wenigen Tagen pro 1 kg und pro 1 Min. eine Wärmeentbindung von nur 20 Kal. auf. Keimende Maissamen dagegen produzierten pro 1 kg und pro 1 Min. nach 7 Tagen noch 138 Kal. und nach 15 Tagen sogar noch 90 Kal.

Wesentlich anders liegen die Verhältnisse bei öl- und fett-haltigen Samen.<sup>2)</sup> Die Speicherung fetter Öle gehört durchaus nicht zu den Seltenheiten, sondern scheint bei der Mehrzahl der Samen wenigstens in geringem Umfange stattzufinden. Bei manchen Samen stellen die Fette sogar die Hauptmasse des Reservematerials dar. Folgende Zusammenstellung mag als Beweis dienen:<sup>3)</sup>

- |               |             |
|---------------|-------------|
| 1. Mandel:    | 53,68% Fett |
| 2. Haselnuß:  | 66,47% „    |
| 3. Mohnsamen: | 47,69% „    |
| 4. Kokosnuß:  | 67,00% „    |

Diese Fette können teils als plastische, teils als trophische Stoffe Verwendung finden. Da fetthaltige Samen während der Keimung stets eine nicht unbeträchtliche Menge von Fettsäuren (etwa Palmitinsäure, Stearinsäure, Arachninsäure, Ölsäure, Eru-

<sup>1)</sup> Bonnier, G., Recherches sur la chaleur végétale. (Ann. d. scienc. nat. Sér. 7. Botan. T. 18. 1893. p. 23).

<sup>2)</sup> Detmer, W., Keimung ölhaltiger Samen. Jena 1875. — Detmer, W., Vergleichende Physiologie des Keimungsprozesses. Jena 1880. — Schmitz, J., Ueb. die Eigenwärme der Pflanzen. [Inang.-Diss.] Jena 1870. p. 39—41.

<sup>3)</sup> Jost, L., Vorlesungen üb. Pflanzenphys. 2. Aufl. Jena 1908. p. 181.

kasäure usw.)<sup>1)</sup> enthalten,<sup>2)</sup> so haben wir uns vorzustellen, daß durch die enzymatische Wirkung der Lipase eine hydrolytische Spaltung der Fette in Glycerin und Fettsäure herbeigeführt wird. Die weitere Umwandlung dieser Spaltungsprodukte kann ohne Zweifel verschiedene Wege einschlagen. Durch mikroskopische Untersuchungen wurde bereits von Julius Sachs<sup>3)</sup> festgestellt, daß die Fette und ihre Spaltungsprodukte nicht selten zu Kohlenhydraten oxydiert werden. Diese können dann durch weitere Sauerstoffaufnahme in Kohlendioxyd verwandelt werden oder auch in Form von Cellulose dem Aufbau von Zellmembranen dienen. Werden im Atmungsprozeß nur Kohlenhydrate der physiologischen Verbrennung unterworfen, so ist die Menge des gebildeten Kohlendioxydes genau gleich der Menge des absorbierten Sauerstoffes. Das Gesamtvolumen einer limitierten Luftmenge wird also durch den Atmungs gaswechsel nicht verändert. Dementsprechend zeigt der Respirationsquotient  $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}_2}$  den Wert 1.<sup>4)</sup> Nun aber wurde bereits durch Théodore de Saussure nachgewiesen, daß der Respirationsquotient in sehr vielen Fällen von dem Normalwerte 1 abweicht und namentlich bei der Keimung ölhaltiger Samen stets sehr viel kleiner (bis 0,3) ausfällt.<sup>5)</sup> Dieses Ergebnis ist dann später durch zahlreiche Forschungen bestätigt worden.<sup>6)</sup> So haben namentlich Bonnier und Mangin<sup>7)</sup> genaue Untersuchungen über

<sup>1)</sup> Eine vollständige Aufzählung der in Pflanzen vorkommenden Fettsäuren findet sich in Czapek, F., Biochemie der Pflanzen. 1913. Bd. 1. p. 106.

<sup>2)</sup> Vergl. Schmidt, R. H., Flora od. Allg. bot. Zeitg. Bd. 74. 1891. p. 300.

<sup>3)</sup> Sachs, J., Bot. Ztg. Bd. 17. 1859. p. 177.

<sup>4)</sup> Saussure, Th. de, Recherches chimiques sur la végétation. Übersetzt von Voigt. 1804. — Im übrigen läßt sich aus der Tatsache, daß der Respirationsquotient = 1 ist, nicht mit Sicherheit darauf schließen, daß nur Kohlenhydrate zur Veratmung gelangt sind. Es ist sehr wohl denkbar, daß verschiedene Stoffe bis zu verschiedenen Grenzen oxydiert werden, sodaß dadurch das

Verhältnis  $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}_2}$  den Wert 1 annimmt. — Vergl. Jost, L., Vorl. üb. Pflanzenphys. 2. Aufl. Jena 1908. p. 227.

<sup>5)</sup> Saussure, Th. de, De l'altération de l'air par la germination. (Mém. de la soc. d. phys. et d'hist. nat. de Genève. T. 6. 1833. p. 547 u. 554.) — Teilweise abgedruckt in: Ann. d. scienc. nat. Sér. 2. Botan. Paris 1834. p. 270 ff. — Saussure, Th. de, Bibl. univers. de Genève. Bd. 40. 1842. p. 368.

<sup>6)</sup> Ich verweise auf: Godlewski, Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 13. 1882. p. 491. — Déherain et Maquenne, Compt. rend. T. 101. 1885. p. 887. — Palladin, Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. 1886. p. 327. — Jumelle, Rev. génér. de botan. T. 4. 1892. p. 112. — Jönsson, Compt. rend. T. 109. 1894. p. 440. — Purjewicz, Bot. Centralbl. Bd. 58. 1894. p. 372. — Hesse, Zeitschr. f. Hyg. Bd. 15. 1893. p. 17. — Mesnard, Ann. d. scienc. nat. Sér. 7. Bot. T. 18. 1893. p. 295. — Richards, Ann. of Bot. Vol. 10. 1896. p. 577.

<sup>7)</sup> Bonnier, G., et Mangin, L., Ann. d. scienc. nat. Sér. 6. Bot. T. 17. 1884. p. 209. — T. 18. p. 293—381. — T. 19. p. 218. — Sér. 7. T. 2. 1886. p. 315 u. 365. — T. 3. p. 5. — Vergl. auch: Pfeffer, W., Handb. d. Pflanzenphys. 2. Aufl. Bd. 1. 1897. p. 534. — Jost, L., Vorl. üb. Pflanzenphys. 2. Aufl. Jena 1908. p. 230.

den Gaswechsel keimender Samen angestellt, die für *Linum usitatissimum* an successiven Tagen folgende Werte ergaben: Respirationsquotient = 0,30; 0,34; 0,39; 0,40; 0,63; 0,64. In welcher Weise ist das Überwiegen der Sauerstoffabsorption zu erklären? <sup>1)</sup> Auf jeden Fall müssen unvollkommene Verbrennungen stattgefunden haben. Entweder ist ein Teil der fetten Öle nur bis zu Kohlenhydraten oder aber ein Teil der Kohlenhydrate nur bis zu sauerstoffreicheren Säuren (etwa Oxalsäure) oxydiert worden. Natürlich können auch beide unvollkommenen Oxydationen nebeneinander stattgefunden haben. Die Bildung von Oxalsäure als intermediärem Atmungsprodukt scheint bei den höheren wie bei den niederen Pflanzen weit verbreitet zu sein, <sup>2)</sup> pflegt aber unter normalen Verhältnissen keinen großen Umfang anzunehmen. Eine Ausnahme machen nur die Crassulaceen, bei denen während der Nacht eine beträchtliche Ansäuerung stattfindet, die am Tage wieder ausgeglichen wird. Bei ihnen muß also der Respirationsquotient im Dunkeln einen kleineren Wert als 1 aufweisen, im Hellen dagegen einen größeren. <sup>3)</sup> Bei der Keimung ölhaltiger Samen ist der Sachverhalt ein anderer. Experimentell wurde festgestellt, daß die Fette und Öle vielfach zu Kohlenhydraten (Stärke, Zucker, Cellulose) oxydiert werden. <sup>4)</sup> Nach den Untersuchungen von Ed. Peters über die Keimung von *Cucurbita Pepo* stellt sich die Stoffumwandlung während der Keimung folgendermaßen dar: <sup>5)</sup>

1000 Samen *Cucurbita Pepo* enthalten:

Bestandteile	Vor der Keimung	I. Keimperiode	II. Keimperiode	III. Keimperiode <sup>6)</sup>
Öl:	136,65	103,51	56,43	12,98
Zucker:	Spuren	3,81	9,48	12,80
Gummi (Dextrin):	„	2,56	3,55	6,13
Stärke:	0	8,89	17,50	6,63
Cellulose:	8,34	9,33	12,23	21,20

<sup>1)</sup> Die Sauerstoffaufnahme kann so beträchtlich sein, daß allein durch sie eine Gewichtszunahme der Trockensubstanz zustande kommt. — Vergl. Detmer, W., Physiologie d. Keimung. Jena 1880. p. 335.

<sup>2)</sup> Das ergibt sich schon aus dem sehr häufigen Vorkommen von oxalsaurem Kalk.

<sup>3)</sup> Vergl. Aubert, Rev. génér. de botan. T. 4. 1892. p. 330. — Vergl. auch p. 17 der vorliegenden Arbeit.

<sup>4)</sup> Vergl. p. 15 der vorliegenden Arbeit.

<sup>5)</sup> Peters, Ed., Zur Keimungsgeschichte des Kürbissamens. (Die landw. Versuchs-Stat. 1861. p. 1. II. 7.) — Sachs, Jul., Handb. d. Experimental-Physiol. d. Pfl. Leipzig 1865. p. 363—366.

<sup>6)</sup> Die 3 Keimperioden werden von Ed. Peters wie folgt unterschieden:

1. Keimperiode: Hauptwurzel noch unverzweigt. 2—4 cm lang. hypocotyles Glied sehr kurz, Cotyledonen noch in der Samenschale.

2. Keimperiode: 2—6 Nebenwurzeln von 2—3 cm Länge. hypocotyles Glied beginnt sich zu strecken, Cotyledonen an der Basis grün.

3. Keimperiode: Keimwurzelsystem entwickelt. hypocotyles Glied gestreckt. Cotyledonen ausgebreitet und grün. Laubblätter beginnen sich zu entfalten.



Was lehrt uns diese Zusammenstellung? Der Ölgehalt nimmt während der Keimung schnell bis auf  $\frac{1}{8}$  ab, während der Gehalt an Zucker, Gummi und Cellulose fortwährend zunimmt. Stärke fehlt im ruhenden Samen völlig, erscheint aber zu Beginn der Keimung in ziemlich beträchtlicher, schnell wachsender Menge, um dann im letzten Keimstadium wieder zum guten Teile zu verschwinden. Wenn wir auch zugeben müssen, daß die Versuche insofern nicht ganz einwandfrei sind, als gegen Ende des Keimungsprozesses infolge des Lichtzutrittes die Assimilationstätigkeit begann, so geht doch aus dem gesamten Verlaufe der Keimung mit überzeugender Klarheit hervor, daß zunächst die Fette zu Kohlenhydraten — besonders Stärke — oxydiert werden, und daß dann wenigstens ein Teil der Stärke einer vollständigen Verbrennung anheimfällt. Hiermit stimmt die oben angeführte Tatsache,<sup>1)</sup> daß der Respirationsquotient mit fortschreitender Entwicklung dem Werte 1 immer näher kommt, aufs beste überein. Ferner muß, wenn unsere Auffassung den Tatsachen entspricht, der Respirationsquotient von Ölpflanzen, die zur Fruktifikation schreiten, erheblich größer als 1 ausfallen, da jetzt genau der umgekehrte Prozeß wie bei der Keimung eintritt, nämlich die Bildung von Öl aus sauerstoffreicheren Verbindungen (Kohlenhydraten). Tatsächlich ist an verschiedenen Objekten ein derartiger Nachweis gelungen. So fand Gerber<sup>2)</sup> bei *Ricinus* zur Zeit der Fruchtbildung den Quotienten  $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}_2}$  bis zu 4,71. Schließlich sei

auch noch auf die Ernährungsversuche an Pilzen hingewiesen, die ebenfalls ein übereinstimmendes Resultat ergaben. *Penicillium glaucum* zeigte bei Ernährung mit Zucker den Respirationsquotienten 1, bei Ernährung mit Äthylamin, also einer sauerstoffärmeren Verbindung, 0,67, bei Ernährung mit Weinsäure, die bekanntlich mehr Sauerstoff enthält als die Kohlenhydrate, dagegen 2,9.<sup>3)</sup> Damit haben wir wenigstens in großen Zügen eine Übersicht über die wichtigsten Stoffumsetzungen beim Keimungsprozeß ölhaltiger Samen gewonnen, und wir können nun der Frage näher treten, ob wir uns nicht auch einen Einblick in den quantitativen Verlauf der den Stoffwechsel begleitenden Energietransformationen verschaffen können. Gelingt uns das, so wird damit auch zugleich das Problem der Wärmeproduktion seiner Lösung nähergebracht. Von vornherein ergibt sich als Forderung aus unserer Darstellung des Keimungsprozesses, daß die ölhaltigen Samen entsprechend der doppelten Oxydation (Öl zu Kohlenhydrat, Kohlenhydrat zu Kohlensäure), die sich in ihnen vollzieht, eine beträchtlichere Wärmeentbindung und damit auch eine beträchtlichere Temperatursteigerung aufweisen müssen, als vorwiegend stärkehaltige Samen.

<sup>1)</sup> Vergl. p. 16 der vorliegenden Arbeit.

<sup>2)</sup> Gerber, Congr. intern. de bot. Paris. Compt. rend. 1900. p. 55. — Vergl. Jost, Ludw., Vorl. üb. Pflanzenphys. 2. Aufl. Jena 1908. p. 230.

<sup>3)</sup> Diakonow, Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. 1887. p. 115. — Vergl. Pfeffer, W., Handb. d. Pflanzenphys. 2. Aufl. Bd. 1. 1897. p. 534. — Purjewitz, Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 35. 1900. p. 573.

Nun ging tatsächlich bereits aus den Untersuchungen Göpperts hervor, daß die höchste Eigenwärme den ölhaltigen Samen von *Brassica napus* zukommt.<sup>1)</sup> Dadurch haben wir bereits ein qualitatives Bild von der in Frage stehenden Erscheinung erhalten. Gelingt es nun nicht, in ähnlicher Weise, wie wir es bei stärkehaltigen Samen versuchten, auf Grund der Stoffumsetzungen und der Verbrennungswärmen der in Betracht kommenden Substanzen durch Berechnung eine annähernd quantitative Einsicht in den Energiehaushalt zu gewinnen? Sehen wir zu! Die sehr zuverlässigen und sorgfältigen Angaben von Ed. Peters über *Cucurbita Pepo*<sup>2)</sup> unterrichten uns für jede Keimperiode von dem Verlust an Öl und dem Gewinn an Kohlenhydraten. Bezeichne ich die Verbrennungswärme des Öles mit A, diejenige des Zuckers mit a, des Gummis mit b, der Stärke mit c und der Cellulose mit d, so würde sich die Berechnung der tatsächlichen Energiecentbindung (nicht ohne weiteres der Wärmeproduktion gleichzusetzen!) folgendermaßen gestalten:<sup>3)</sup>

I. Keimungsperiode (ca 5 Tage) für 1000 Kürbissamen:

Verlust an Öl:	136,65 — 103,51 =	33,14 g;
Gewinn an Zucker:	3,81 — 0,01 <sup>4)</sup> =	3,80 g;
Gewinn an Gummi		
(Dextrin):	2,56 — 0,01 <sup>4)</sup> =	2,55 g;
Gewinn an Stärke:	8,89 — 0,00 =	8,89 g;
Gewinn an Cellulose:	9,33 — 8,34 =	0,99 g.

Von 1000 Kürbissamen wurden also während der I. Keimungsperiode produziert:  $33,14 A - (3,8 a + 2,55 b + 8,89 c + 0,99 d)$  Kal. Wir haben nun die mit A, a, b, c und d bezeichneten Verbrennungswärmen festzustellen. Wir benutzen dazu die von F. Stohmann und seinen Mitarbeitern bestimmten Werte:<sup>5)</sup>

Verbrennungswärme A: Öl.

Leinöl	9302 Kal.
Olivenöl	9314 „
Olivenöl	9455 „
Mohnöl	9431 „
Rüböl	9481 „
Rüböl	9602 „

<sup>1)</sup> Vergl. p. 8—9 der vorliegenden Arbeit.

<sup>2)</sup> Vergl. p. 16 der vorliegenden Arbeit.

<sup>3)</sup> Vergl. Schmitz, J., l. c. 1870. p. 41.

<sup>4)</sup> Für die Angabe „Spuren“ habe ich 0,01 g gesetzt.

<sup>5)</sup> Stohmann, F., Kalorimetrische Untersuchungen: I. Stohmann, F. u. Rechenberg, C. v., Die kalorimetrische Untersuchungsmethode. II. Stohmann, F., Rechenberg, C. v., Wilsing, H., u. Rodatz, P., Die Wärmewerte der wichtigsten Nährstoffe und Körperbestandteile. (Landw. Jahrb. Bd. 13. 1884. p. 513—581).

Ätherischer Extrakt aus:

Leinsamen	9080 Kal.
Hanfsamen	9160 „
Mohnsamen	9269 „
Senfsamen	9352 „
Rapssamen	9404 „
Rübensamen	9449 „

Das Öl des Kürbissamens muß eine ganz ähnliche Verbrennungswärme aufweisen. Wir nehmen als angenäherten Wert **9400** Kal. an.

Verbrennungswärme a: Zucker.

Dextrose	3692 Kal.
Laktose	3659 „
Arabinose	3695 „
Milchzucker	3667 „

Wir nehmen als angenäherten Wert **3600** Kal. an.

Verbrennungswärme b: Gummi (Dextrin).

Stärkegummi oder Dextrin ist ein Kohlenhydrat, das als Zwischenprodukt bei der Umwandlung von Stärke in Zucker auftritt. Wir können also wohl annehmen, daß seine Verbrennungswärme ungefähr die Mitte hält zwischen den Verbrennungswärmen von Zucker und Stärke.

Zucker	3600 Kal.
Stärke	4116 „

Als Zwischenwert wollen wir **3900** Kal. wählen.

Verbrennungswärme c: Stärke.

Stärke	4116 Kal.
Wir runden ab auf	<b>4100</b> Kal.

„ Verbrennungswärme d: Cellulose.

Cellulose	4146 Kal.
Wir runden ab auf	<b>4150</b> Kal.

Demnach haben wir folgende Rechnung auszuführen:

$$33,14 \cdot 9400 - (3,8 \cdot 3600 + 2,55 \cdot 3900 + 8,89 \cdot 4100 + 0,99 \cdot 4150) \text{ Kal.} = 311516 - (13680 + 9945 + 36449 + 4108,5) \text{ Kal.} = 311516 - 64182,5 \text{ Kal.} = \mathbf{247333,5 \text{ Kal.}}$$

Jeder Samen produzierte mithin während der ersten Keimungsperiode ca 247 Kal. Da diese Periode mit 5 Tagen sicherlich hoch genug geschätzt ist,<sup>1)</sup> dürfte die Energieentbindung pro Samen und pro Tag annähernd **50** Kal. betragen.

Wir führen jetzt die gleiche Rechnung auch für die beiden folgenden Keimungsstadien und für die gesamte Keimzeit durch:

<sup>1)</sup> Vergl. p. 16 der vorliegenden Arbeit.

## II. Keimungsperiode (ca 5 Tage) für 1000 Kürbissamen:

Verlust an Öl:	103,51 — 56,43 = 47,08 g;
Gewinn an Zucker:	9,48 — 3,81 = 5,67 g;
Gewinn an Gummi	
(Dextrin):	3,55 — 2,56 = 0,99 g;
Gewinn an Stärke:	17,50 — 8,89 = 8,61 g;
Gewinn an Cellulose:	12,23 — 9,33 = 2,90 g.

Von 1000 Kürbissamen wurden während der II. Keimungsperiode produziert:

$$47,08 \text{ A} - (5,67 \text{ a} + 0,99 \text{ b} + 8,61 \text{ c} + 2,90 \text{ d}) \text{ Kal.} =$$

$$47,08 \cdot 9400 - (5,67 \cdot 3600 + 0,99 \cdot 3900 + 8,61 \cdot 4100 + 2,9 \cdot$$

$$4150) \text{ Kal.} = 442552 - 71609 \text{ Kal.} = \mathbf{370943 \text{ Kal.}}$$

Jeder Samen produzierte demnach während der II. Keimungsperiode ca 371 Kal. Nehmen wir auch für dieses Stadium 5 Tage in Anspruch, so ergibt sich pro Tag und pro Samen eine Produktion von ungefähr **74,2** Kal.

## III. Keimungsperiode (ca 6 Tage) für 1000 Kürbissamen:

Verlust an Öl:	56,43 — 12,98 = 43,45 g;
Verlust an Stärke:	17,50 — 6,63 = 10,87 g;
Gewinn an Zucker:	12,80 — 9,48 = 3,32 g;
Gewinn an Gummi	
(Dextrin):	6,13 — 3,55 = 2,58 g;
Gewinn an Cellulose:	21,20 — 12,23 = 8,97 g.

Von 1000 Kürbissamen wurden während der III. Keimungsperiode produziert:

$$(43,45 \text{ A} + 10,87 \text{ c}) - (3,32 \text{ a} + 2,58 \text{ b} + 8,97 \text{ d}) \text{ Kal.} =$$

$$(43,45 \cdot 9400 + 10,87 \cdot 4100) - (3,32 \cdot 3600 + 2,28 \cdot 3900 + 8,97 \cdot$$

$$4150) \text{ Kal.} = 452997 - 58069,5 \text{ Kal.} = \mathbf{394927,5 \text{ Kal.}}$$

In jedem Kürbissamen wurden also während der III. Keimungsperiode ungefähr 395 Kal. entbunden. Wir werden kaum fehlgehen, wenn wir diesem Stadium eine Dauer von etwa 6 Tagen zuschreiben. Dann würde jeder Samen pro Tag ca **66** Kal. produziert haben. In diesem Entwicklungsstadium macht sich vielleicht schon der Einfluß der Assimilation störend bemerkbar,<sup>1)</sup> so daß das Resultat noch unzuverlässiger ist als die vorhergehenden.

## IV. Die gesamte Keimzeit (ca 16 Tage).

Als Mittelwert für die tägliche Energieentbindung eines Kürbissamens während der gesamten Dauer der Keimung ergeben sich: **63,4** Kal.

Vergleichen wir dieses Resultat mit den entsprechenden Werten bei stärkehaltigen Samen,<sup>2)</sup> so sehen wir sofort, daß ölhaltige Samen eine durchweg beträchtlichere Energieentbindung

<sup>1)</sup> Vergl. p. 16 der vorliegenden Arbeit.

<sup>2)</sup> Vergl. p. 13—14 der vorliegenden Arbeit.



aufweisen. Ein derartiges Ergebnis steht aber im besten Einklange mit der Tatsache, daß bei der Keimung von Ölsamen eine höhere Eigenwärme auftritt als bei Stärkesamen. Die Erscheinung findet ihre Erklärung in der zweifachen Oxydation, die in ölhaltigen Samen notwendig statthaben muß. Es bedarf wohl kaum einer nochmaligen Erwähnung, daß die vorstehend berechneten Zahlen keine absolute Gültigkeit beanspruchen, sondern nur als Annäherungswerte aufzufassen sind.

Schließlich lehrt uns das Beispiel der ölhaltigen Samen noch, daß die Wärmeentwicklung durchaus nicht immer der Kohlensäureabgabe proportional zu sein braucht. Fällt der Respirationsquotient  $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}_2}$  kleiner als 1 aus, so muß der Quotient  $\frac{\text{gemessene Wärme}}{\text{berechnete Wärme}}$  größer als 1 sein, und umgekehrt, wenn  $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}_2}$  größer als 1 ist, so

muß  $\frac{\text{gemessene Wärme}}{\text{berechnete Wärme}}$  kleiner als 1 sein. Eine ungefähre Übereinstimmung zwischen der empirischen Wärmeproduktion und der aus der Kohlensäureentwicklung berechneten ist nur dann zu erwarten, wenn die Messungen sich über einen langen Zeitraum erstrecken, so daß man annehmen kann, daß die verschiedensinnigen Differenzen sich gegenseitig ausgeglichen haben.<sup>1)</sup>

Bei den Untersuchungen von Julius Wiesner (1871, 1872)<sup>2)</sup> wurden neben Temperaturmessungen auch Kohlensäurebestimmungen ausgeführt. Leider erfolgten diese in sehr unregelmäßigen Zeitabständen und mit einer wechselnden Samenmenge, so daß sie zu quantitativen Berechnungen nicht verwendet werden können. Als Untersuchungsobjekte dienten die Samen von Mais, Gerste, Hafer, Weizen, Hanf und verschiedenen Nadelhölzern.<sup>3)</sup> 0,5 kg Hanfsamen wurden in einen Musselinbeutel getan und in Wasser gehängt, das die Temperatur der Umgebung besaß. Nach kurzer Zeit wurde das Wasser abgegossen und ein Thermometer in der Mitte der Samenmasse befestigt. Die Außentemperatur wurde möglichst konstant gehalten. Am 5. Keimtage stellte man das Maximum mit 7,5° Temperaturüberschuß fest. Ein Versuch, der in gleicher Weise mit 0,25 kg Gerste ausgeführt wurde, zeigte ebenfalls am 5. Tage der Keimung das Eigenwärmemaximum mit + 4,7°. Leider sind die beiden Versuchsreihen infolge der verschiedenen Gewichtsmengen und der erheblich voneinander abweichenden Außentemperaturen<sup>4)</sup> nicht unmittelbar miteinander

<sup>1)</sup> Vergl. Rodewald, H., Quantitative Untersuchungen über die Wärme- und Kohlensäureabgabe atmender Pflanzenteile. (Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 18. 1887. p. 343–344.)

<sup>2)</sup> Wiesner, J., Experimental-Untersuchungen über die Keimung der Samen. (Sitzungsber. d. Kais. Akad. d. Wissensch. zu Wien. Bd. 64. Abt. I. 1871. p. 415–433.) — Wiesner, J., Gang der Temperatur und Ursachen der Erwärmung beim Keimen. (Landw. Versuchs-Stat. Bd. 15. 1872. p. 135 ff.)

<sup>3)</sup> z. B. *Pinus laricio* und *Pinus silvestris*.

<sup>4)</sup> Der Hanf keimte bei ca + 15,5° C, die Gerste dagegen bei ca + 20,0° C.

vergleichbar. Immerhin sehen wir auch hier, daß die Wärmeproduktion in den ölhaltigen Hanfsamen beträchtlicher ausfällt als in den mit Stärke gefüllten Gerstensamen. Denn wenn auch die verwendete Samenmenge im letzten Falle eine geringere war, so reicht dieser Umstand doch nicht hin, um die große Differenz der Eigenwärmen zu erklären, zumal da die Keimung der Gerste sich bei höherer Temperatur vollzog. Das wichtigste Ergebnis der Wiesner'schen Untersuchungen ist darin zu erblicken, daß hier zum ersten Male experimentell die Tatsache festgestellt wurde, daß während des ersten Keimungsstadiums die durch den Quellungsprozeß hervorgerufene Wärmeproduktion den Temperaturzustand sehr wesentlich beeinflußt. Die Eigenwärme macht sich bald nach der Befeuchtung der Samen bemerkbar, während Sauerstoffaufnahme und Kohlensäureabgabe erst nach Stunden in die Erscheinung treten. Ein Beispiel mag hier zur Erläuterung folgen:<sup>1)</sup>

0,5 g Hanfsamen . 1. Juni.

Zeit.	Temperaturüberschuß.	Gebildete CO <sub>2</sub> in mg.
8 Uhr vorm.	+ 0,0°	0,0 mg
8 <sup>30</sup> „ „	+ 0,2°	— —
9 „ „	+ 0,4°	— —
9 <sup>30</sup> „ „	—	0,0 mg
10 „ „	+ 0,7°	0,0 „
11 „ „	+ 1,1°	0,0 „
12 Uhr mittags	+ 2,2°	0,0 „
1 „ nachm.	+ 2,5°	1,0 „

Nachdem Wiesner noch eine ganze Reihe von Experimenten mit gemahlenen Samen ausgeführt hatte, die bei der Berührung mit Wasser ausnahmslos eine temporäre Erwärmung aufwiesen,<sup>2)</sup> kam er zu folgendem Schlusse: „Aus den im vorgehenden mitgeteilten Beobachtungen geht mit aller Bestimmtheit hervor, daß beim Keimen der Samen die CO<sub>2</sub>-Bildung später als die Wärmeentwicklung eintritt, woraus sich ergibt, daß die CO<sub>2</sub>-Bildung nicht die einzige beim Keimakte beteiligte Wärmequelle bildet. Die oben angeführten Beobachtungen lehren ferner, daß eine weitere Wärmequelle in der Wasseraufnahme der Samen zu suchen ist. Die mit Wasser in Berührung kommenden Samen verdichten nämlich das in ihre Gewebe eintretende Wasser, wobei Wärme frei wird. Die ersten beim Keimakte freiwerdenden Wärmemengen werden wohl bloß durch diese Wasserverdichtung hervorge-rufen.“<sup>3)</sup>

Wiesner stellte auch den durch die Keimung hervorge-rufenen Substanzverlust fest. Es ergaben sich folgende Werte:

<sup>1)</sup> Vergl. Wiesner, J., l. c. 1871.

<sup>2)</sup> Vergl. p. 6 der vorliegenden Arbeit.

<sup>3)</sup> Vergl. Wiesner, J., l. c. 1871.

I. Trockengewicht von 166 Hanfkörnern:	2,709 g;
„ „ 166 Hanfkeimlingen:	1,364 g;
Verlust an Trockensubstanz:	1,345 g = 49%.
(Keimzeit 5 Tage).	

II. Trockengewicht von 63 Gerstenkörnern:	1,793 g;
„ „ 63 Gerstenkeimlingen:	1,431 g;
Verlust an Trockensubstanz:	0,362 g = 20%.
(Keimzeit 6 Tage).	

Im Gerstensamen ist fast ausschließlich Stärke magaziniert. Nach unseren früheren Auseinandersetzungen dürfen wir annehmen, daß hier als Atmungsmaterial nur Stärke wesentlich in Betracht kommt. Nehmen wir als Verbrennungswärme dieser Substanz 4100 Kal. an,<sup>1)</sup> so erhalten wir die von 63 Samen in 6 Keimtagen entbundene Energiemenge durch folgende Rechnung:

$$0,362 \cdot 4100 = 1484,2 \text{ Kal.}$$

oder pro Samen und pro Tag:

$$1484,2 : 378 = 3,93 \text{ Kal.}$$

Vergleichen wir diesen Wert mit dem früher<sup>2)</sup> für Weizen berechneten (4,1), so ergibt sich eine gute Uebereinstimmung. Eine entsprechende Rechnung läßt sich für den Hanf nicht durchführen, da hier neben Stärke sicherlich auch eine ansehnliche Ölmenge veratmet wird. Leider sind wir nicht imstande, die Richtigkeit der Annahme, daß ausschließlich Stärke im Gerstensamen veratmet wurde, dadurch zu beweisen, daß der Gehalt der exhalierten CO<sub>2</sub>-Menge an Kohlenstoff der in dem verbrannten Stärkequantum enthaltenen Kohlenstoffmenge gleichkommt. Die Kohlensäurebestimmung wurde nämlich anfänglich mit einer größeren Anzahl von Samen ausgeführt, so daß sie einen zu beträchtlichen Wert aufweisen muß.

Von besonderer Bedeutung sind die Untersuchungen H. Rodewalds (1883),<sup>3)</sup> da hier nicht nur genaue Elementaranalysen ausgeführt wurden, sondern auch eine direkte Bestimmung der Verbrennungswärmen der Samensubstanz und der Keimlingssubstanz stattfand. Der Stoffumsatz wurde in folgender Weise ermittelt. Samen von *Trifolium pratense* wurden zunächst einer genauen Trockensubstanzbestimmung unterworfen. Dann wurde eine Anzahl gleichartiger Samen unter den größten Vorsichtsmaßregeln, durch welche eine Stoffaufnahme mit dem zugeführten Wasser und eine Stoffproduktion durch assimilatorische Tätigkeit vermieden wurde, bei 20°–25° zum Keimen gebracht. Nach 5 resp. nach 9 Tagen wurden die Keimlinge im Trockenschrank bei 105°

<sup>1)</sup> Vergl. p. 19 der vorliegenden Arbeit.

<sup>2)</sup> Vergl. p. 13 der vorliegenden Arbeit.

<sup>3)</sup> Rodewald, H., Über die Wechselbeziehungen zwischen Stoffumsatz und Kraftumsatz in keimenden Samen. (Journ. f. Landw. Jahrg. 31. 1883. p. 407–439).

getrocknet und dann ebenfalls einer Trockensubstanzbestimmung unterworfen. Es ergaben sich folgende Verluste:

I. Versuch: 5 Keimtage.

Trockensubstanz der Samen: 4,0924 g;

„ der Keimlinge: 3,4865 g;

Verlust: 0,6059 g = 14,81%.

II. Versuch: 9 Keimtage.

Trockensubstanz der Samen: 3,8015 g;

„ der Keimlinge: 2,8542 g;

Verlust: 0,9473 g = 24,92%.

Die Atmungsverluste zeigten nachstehende prozentuale Zusammensetzung:

I. Versuch:

O 41,31%

C 49,68%

H 9,01%

II. Versuch:

O 33,27%

C 57,88%

H 8,86%

Vergleichen wir diese Werte mit der Zusammensetzung der Stärke,<sup>1)</sup> so sehen wir, daß das Atmungsmaterial im ersten Falle annähernd die Zusammensetzung der Stärke aufweist, im zweiten Falle dagegen zuviel C und zu wenig O enthält. Es muß hier also neben Stärke eine Substanz von der ungefähren Konstitution der Fette veratmet sein. Machen wir die Annahme, es handelte sich um ein Gemisch von 60 Teilen Stärke und 40 Teilen Fett (Ölsäure  $C_{18} H_{34} O_2$ ), so würden wir folgende Zusammensetzung erhalten:

	O	C	H
60 Teile Stärke:	28,92;	26,64;	4,44;
40 Teile Fett:	4,52;	30,64;	4,84;
100 Teile des Gemisches:	33,44;	57,28;	9,28;

Diese Werte würden mit denen des zweiten Versuches gut übereinstimmen.

Wir wenden uns jetzt der Ermittlung des Kraftumsatzes zu. Zunächst sind wir imstande, aus den oben festgestellten Atmungsverlusten und aus den Verbrennungswärmen der verbrauchten Substanzen die Kalorien zu berechnen, die von 1 g Trockensubstanz pro Tag geliefert wurden. Die Rechnung würde sich folgendermaßen gestalten:

I. Versuch:

4,0924 g Trockensubstanz ergaben 0,6095 g Verlust in 5 Tagen;

1 g Trockensubstanz ergab  $\frac{0,6095}{4,0924}$  g Verlust in 5 Tagen;

1 g Trockensubstanz ergab  $\frac{0,6095}{4,0924 \cdot 5}$  g Verlust in 1 Tag.

<sup>1)</sup> Vergl. p. 12 der vorliegenden Arbeit.



Das Atmungsmaterial bestand aller Wahrscheinlichkeit nach in der Hauptsache aus Stärke. Die Verbrennungswärme der Stärke beträgt rund 4100 Kal.<sup>1)</sup> Die Verbrennungswärme des pro 1 g Trockensubstanz und pro Tag berechneten Substanzverlustes beträgt also:

$$\frac{0,6095 \cdot 4100}{4,0924 \cdot 5} \text{ Kal.} = 122,1 \text{ Kal.}$$

## II. Versuch:

3,8015 g Trockensubstanz ergaben 0,9473 g Verlust in 9 Tagen;

1 g Trockensubstanz ergab  $\frac{0,9473}{3,8015}$  g Verlust in 9 Tagen;

1 g Trockensubstanz ergab  $\frac{0,9473}{3,8015 \cdot 9}$  g Verlust in 1 Tag.

Veratmet wurde in diesem Falle wahrscheinlich ein Gemisch, bestehend aus ca 60 Teilen Stärke und 40 Teilen Fett.<sup>2)</sup> Die Verbrennungswärme dieses Gemisches setzt sich folgendermaßen zusammen:

Stärke: 1 g 4100 Kal.; 0,6 g 2460 Kal.

Fett: 1 g 9400 „<sup>3)</sup> 0,4 g 3760 „

Verbrennungswärme der Gemisches: 6220 Kal.

Danach erhalten wir als Verbrennungswärme des pro 1 g Trockensubstanz und pro 1 Tag berechneten Atmungsverlustes folgenden Wert:

$$\frac{0,9473 \cdot 6220}{3,8015 \cdot 9} \text{ Kal.} = 172,2 \text{ Kal.}$$

Diese so gewonnenen Werte geben an, wieviel Energieeinheiten tatsächlich im Atmungsprozesse entbunden wurden. Die verhältnismäßig hohen Zahlenwerte erklären sich wenigstens zum Teil aus der hohen Temperatur der Umgebung (20°–25°), durch die ohne Zweifel eine sehr energische Atmung in die Wege geleitet wurde. Es muß aber noch als sehr fraglich gelten, wieviel von dieser berechneten Energiemenge tatsächlich in die Erscheinung getreten ist. Wir können uns sehr wohl vorstellen, daß ein Bruchteil der freiwerdenden Energie gleich wieder als chemische Energie beim Aufbau neuer Verbindungen, so namentlich der hochmolekularen Eiweißstoffe, Verwendung findet. Dadurch würde der zurückbleibenden Substanzmenge eine Anreicherung an Energie zuteil. Unsere Erfahrung, die uns lehrt, daß der Atmungsprozeß für die Erhaltung des Lebens von absolut grundlegender Bedeutung ist, würde also gegen eine derartige Auffassung

<sup>1)</sup> Vergl. p. 19 der vorliegenden Arbeit. — Der von Rodewald angegebene Wert (4479 Kal.) ist wahrscheinlich zu hoch gegriffen.

<sup>2)</sup> Vergl. p. 24 der vorliegenden Arbeit.

<sup>3)</sup> Vergl. p. 18–19 der vorliegenden Arbeit. — Rodewald nimmt als Verbrennungswärme des Fettes nach C. v. Rechenberg (Journ. f. prakt. Chem. Bd. 22. 1880.) 9886 Kal. an. Auch dieser Wert ist unzweifelhaft zu beträchtlich.

von der Bedeutung des Atmungsprozesses nichts einzuwenden haben. Trotzdem dürfen wir der oben geschilderten Auffassung natürlich erst dann Bedeutung beimessen, wenn sie auf experimentellem Wege irgend eine Bestätigung erfahren hat. Wollen wir also einen wirklichen Einblick in den Energiehaushalt gewinnen, so ist uns mit der Berechnung der transformierten Energiemengen noch wenig geholfen. Wir hätten zunächst die Frage aufzuwerfen: Wieviele von den in Freiheit gesetzten Energieeinheiten sind zur Wärmeproduktion und zur Leistung mechanischer Arbeit (namentlich Transpiration) ausgenutzt worden? Zur Entscheidung dieser Frage schlägt Rodewald folgenden Weg ein. Die in Wärmebewegung transformierten und zu mechanischen Leistungen verwendeten Energieeinheiten sind tatsächlich in Verlust gegangen. Energieeinheiten aber, die sich beim Zustandekommen neuer chemischer Verbindungen betätigten, müssen als solche in der zurückbleibenden Substanz gebunden werden. Wenn es also gelingt, die Verbrennungswärme der zu Anfang der Keimung vorhandenen Trockensubstanz zu bestimmen und ebenso die Verbrennungswärme der am Schlusse der Keimung gebildeten Substanz der jungen Pflänzchen, so muß die Differenz zwischen diesen beiden Verbrennungswärmen angeben, wieviele Kal. tatsächlich verloren gegangen sind. Wohlgemerkt, die Größe der im Atmungsprozesse vor sich gegangenen Energieumsetzungen kann hierbei nicht zu Tage kommen, wenn nicht vorausgesetzt wird, daß die gesamte Energie der physiologischen Oxydation der Wärmeproduktion oder unter Umständen auch der Leistung mechanischer Arbeit dienen soll.

Die experimentelle Prüfung der eben angedeuteten Fragen hat mit sehr großen Schwierigkeiten zu kämpfen. In wirklich zuverlässiger Weise wurde sie zum ersten Male von Rodewald durchgeführt. Das Verfahren war kurz folgendes: Die gemahlene Substanz der Samen und später der Keimlinge wird mit der  $7\frac{1}{2}$ -fachen Menge Kaliumchlorat<sup>1)</sup> unter Zusatz von Wasser aufs innigste zu einem Teige verknetet, aus dem dann die zylinderförmigen Verbrennungssätze hergestellt werden. Nachdem diese Verbrennungssätze sorgfältig getrocknet und genau gewogen sind, werden sie an ihrem unteren Ende mit einem Zündsatze<sup>2)</sup> versehen und in ein zu diesem Zwecke besonders konstruiertes Verbrennungsgefäß<sup>3)</sup> gebracht. Den ganzen Apparat setzt man in ein Bunsen'sches Eiskalorimeter, das mit einer umfangreichen Konservierungsvorrichtung versehen ist, entzündet den Verbrennungssatz mit Hilfe eines Induktoriums und berechnet die entbun-

<sup>1)</sup> Ein ähnliches Verfahren wurde bereits von Frankland und später von Stohmann (Journ. f. prakt. Chem. N. F. Bd. 19. 1879.) in Anwendung gebracht.

<sup>2)</sup> Die Masse des Zündsatzes wurde gemischt aus 4 g Schwefelantimon, 4 g Kaliumchlorat und 0.2 g Zucker (als Klebstoff). — Vergl. Rodewald, H. l. c. 1883. p. 416.

<sup>3)</sup> Dieses Verbrennungsgefäß ist — ebenso wie das benutzte Kalorimeter — in der zitierten Arbeit eingehend beschrieben und auf einer besonderen Tafel abgebildet.

dene Wärmemenge aus dem Gewichte des Quecksilberschälchens. Natürlich sind dann noch die nötigen Korrekturen anzubringen, da mit der Pflanzensubstanz ja auch noch Kaliumchlorat und Zündsatz verbrannt worden sind. Das Ergebnis war folgendes:

## I. Versuch:

Samen: 4,0924 g Trockensubstanz mit 20118 Kal.

Keimlinge: 3,4865 g " " 18555 Kal.

Veratmet: 0,6095 g Trockensubstanz mit 1563 Kal.

Auf 1 g der ursprünglichen Trockensubstanz kommen also in 5 Keim-

tagen  $\frac{1563}{4,0924}$  Kal.

Auf 1 g der ursprünglichen Trockensubstanz kommen also in 1 Keim-

tage  $\frac{1563}{4,0924 \cdot 5}$  Kal. = 76,3 Kal.

## II. Versuch:

Samen: 3,8015 g Trockensubstanz mit 18688 Kal.

Keimlinge: 2,8542 g " " 13032 Kal.

Veratmet: 0,9473 g Trockensubstanz mit 5656 Kal.

Auf 1 g der ursprünglichen Trockensubstanz kommen also in 9 Keim-

tagen  $\frac{5656}{3,8015}$  Kal.

Auf 1 g der ursprünglichen Trockensubstanz kommen also in 1 Keim-

tage  $\frac{5656}{3,8015 \cdot 9}$  Kal. = 165,3 Kal.

Vergleichen wir diese Werte mit den vorher aus dem Substanzverlust berechneten<sup>1)</sup> (122,1 u. 172,2 Kal.), so sehen wir sofort, daß jene erheblich höher ausfallen. Demnach wird tatsächlich eine geringere Energiemenge in Freiheit gesetzt, als dem Substanzverluste entspricht. Es hat also eine Energiezunahme der Restsubstanz stattgefunden. Da es sehr wenig glaubhaft erscheint, daß während der Keimung von außen eine Energiezufuhr stattgefunden haben kann,<sup>2)</sup> so bleibt uns nur die Annahme, daß es sich um remanente Energie der physiologischen Oxydation handelt. Beim ersten Versuche würden nur 62,5% der berechneten Energie wirklich abgegeben worden sein, bei dem zweiten dagegen 96,0%. Es entsteht somit die Frage, welcher Art die Energie bindenden Stoffumsetzungen waren. Daß solche stattgefunden haben müssen, ist selbstverständlich, da sich der energetische Wert eines ruhenden Systems nicht ändern kann. Zunächst richten wir unser Augenmerk auf die Umwandlungsprodukte der Stärke. Stärke hat neben Cellulose die höchste Verbrennungswärme (nämlich Stärke 4116 Kal., Cellulose 4146 Kal.),<sup>3)</sup>

<sup>1)</sup> Vergl. p. 25 der vorliegenden Arbeit.

<sup>2)</sup> Die Keimung ging im Dunkeln vor sich. Eine wirkliche Aneignung einer von außen zugeführten Energiemenge findet wohl nur im Assimilationsprozeß statt.

<sup>3)</sup> Vergl. Landw. Jahrb. Bd. 13. 1884. p. 580.

so daß durch die Entstehung eines neuen Kohlenhydrates aus Stärke keine Energie gebunden werden kann. Verbindungen mit höherem Kohlenstoffgehalt — wie Essigsäure, Propionsäure, Alkohol — können auf keinen Fall durch Oxydation aus Amylum hervorgegangen sein. Zahlreiche organische Säuren — wie Ameisensäure, Oxalsäure, Äpfelsäure, Zitronensäure — weisen einen geringeren Kohlenstoffgehalt als die Stärke auf, sie können also sehr wohl durch die Oxydation dieses Stoffes entstehen. Da aber der Energieinhalt aller derartigen Verbindungen geringer ist als derjenige der Stärke, so müßte bei ihrer Bildung gerade umgekehrt Energie abgegeben werden. Es bleibt uns demnach nur die Annahme übrig, daß die Eiweißstoffe eine Speicherung von Atmungsenergie herbeigeführt haben, indem vielleicht ihre Zersetzungsprodukte einen größeren Energieinhalt aufweisen als die unzersetzten Eiweißstoffe, aus denen sie hervorgegangen sind. Danach würde also die schon oft geäußerte Vermutung an Glaubwürdigkeit gewinnen, daß nämlich die Eiweißstoffe in die Destruktion des Atmungsprozesses mit hineingezogen werden.<sup>1)</sup>

Leider reicht die Zahl der Untersuchungen noch nicht aus, um über die vielen wichtigen Fragen, die wir hier nur flüchtig streifen konnten, etwas Genaueres auszusagen. Ja, nicht einmal für die oben angeführten Werte kann eine völlige Zuverlässigkeit in Anspruch genommen werden, da es bisher an genauen experimentellen Nachprüfungen an einer größeren Zahl von Objekten fehlt. Nur Wilsing<sup>2)</sup> hat auf Stohmanns Veranlassung die Rodewald'schen Versuche wiederholt. Er bediente sich dabei aber einer anderen Methode zur Bestimmung der Verbrennungswärmen<sup>3)</sup> und benutzte auch für die Berechnung andere Werte. Seine Resultate weichen von denen Rodewalds erheblich ab. Er fand nämlich, daß sich für 100 berechnete Kalorien aus der Bestimmung der Verbrennungswärmen 111, 104, 117 und 112 Kalorien ergaben.<sup>4)</sup> Dieses auffällige Resultat versucht Wilsing durch die Annahme zu erklären, daß während der Keimung eine Asparaginbildung stattfindet, die mit einer positiven Wärmetönung verknüpft ist. Ob diese Deutung den Tatsachen entspricht, oder ob die positive Differenz durch anderweitige Ursachen bedingt ist, oder ob die Unstimmigkeiten nur durch die Verschiedenheit der Methoden und ihrer nicht genügend berücksichtigten Fehlerquellen hervorgerufen sind, darüber läßt sich vorläufig nichts Bestimmtes aussagen. In Betracht zu ziehen ist auf jeden Fall, daß die Kompliziertheit des Untersuchungsverfahrens sehr leicht zu beträcht-

<sup>1)</sup> Vergl. Leick, E., Über Wärmeproduktion und Temperaturzustand lebender Pflanzen. (Biolog. Centralbl. Bd. 36. 1916. p. 245—247.)

<sup>2)</sup> Wilsing, Journ. f. Landw. Bd. 32. 1884. — Wilsing, Jahrb. d. Agrikulturchem. 1884. p. 118. — Angegeb. b. Pfeffer, W., Handb. d. Pflanzenphys. 2. Aufl. Bd. 2. 1904. p. 836.

<sup>3)</sup> Stohmann'sche Methode: Vergl. Journ. f. prakt. Chem. N. F. Bd. 19. 1879. — Stohmann, Kalorimetrische Untersuchungen. (Landw. Jahrb. Bd. 13. 1884. p. 513—581).

<sup>4)</sup> Zitiert nach Rodewald, H., Pringsh. Jahrb. f. wissensch. Bot. Bd. 19. 1888. p. 293.



lichen Fehlern Veranlassung geben kann. Die Resultate der Rodewald'schen Arbeiten würden mit unserer bisherigen Auffassung des Atmungsprozesses durchaus harmonieren, doch dürfen wir darin naturgemäß keine Bürgschaft für ihre Richtigkeit suchen.

Schließlich haben wir uns noch mit den Untersuchungen Gaston Bonniers (1880, 1886, 1892, 1893),<sup>1)</sup> von denen schon wiederholentlich die Rede war,<sup>2)</sup> zu beschäftigen. Daß die Ergebnisse seiner ersten Arbeit nicht zutreffend sind, haben wir bereits früher ausführlich dargelegt. Aber auch die späteren Untersuchungen Bonniers<sup>3)</sup> sind keineswegs einwandfrei. Es handelt sich hier um direkte kalorimetrische Messungen der durch den Lebensprozeß entbundenen Wärmeeinheiten. Diese Messungen wurden mit Hilfe des Berthelot'schen Wasser-Kalorimeters<sup>4)</sup> und des Regnault'schen Thermokalorimeters (stationäres Kalorimeter) ausgeführt. Die so ermittelten Wärmequantitäten wurden in Parallele gestellt mit den aus dem Sauerstoffkonsum und der Kohlensäureabgabe berechneten. Setzen wir auch voraus, daß alle Werte wirklich einwandfrei festgestellt seien, so könnte sich doch auf keinen Fall eine Übereinstimmung ergeben, da die Größe des Energieumsatzes, der an die verschiedenartigsten stofflichen Veränderungen geknüpft ist, nicht ohne weiteres aus dem Gaswechsel zu ersehen ist.<sup>5)</sup> So muß z. B. bei ölhaltigen Samen die aus der Kohlensäureabgabe berechnete Energieentbindung viel zu klein ausfallen. Schon aus diesem Grunde ist den Ergebnissen Bonniers keine allzu große Bedeutung beizumessen. Die von Bonnier aufgestellte Behauptung, daß die reale Wärmeproduktion namentlich während der Keimungsperiode erheblicher ausfiele, als der tatsächlichen Energieentbindung entspräche, ließe sich wenigstens unter Umständen durch Quellungswärme, Spaltungsvorgänge usw. erklären. Ob aber in allen Fällen diese Faktoren hinreichend ansehnliche Wärmemengen produzieren, um das Bonnier'sche Resultat zu rechtfertigen, muß sehr zweifelhaft erscheinen.<sup>6)</sup> Weitere Erörterungen hierüber sind zwecklos, da die von dem französischen

<sup>1)</sup> Bonnier, G., Sur la quantité de chaleur dégagée par les végétaux pendant la germination. (Bull. de la soc. botan. de France. T. 27. 1880. p. 141). — Bonnier, G., Sur les quantités de chaleur dégagées et absorbées par les végétaux. (Compt. rend. de l'Acad. d. scienc. 1886. 22 fév.) — Bonnier, G., Note sur la comparaison entre la chaleur dégagée par les végétaux et la respiration. (Compt. rend. de la soc. de biol. 1892. 6 fév.) — Bonnier, G., Recherches sur la chaleur végétale. (Ann. d. sc. nat. Sér. 7. Bot. T. 18. 1893. p. 1—34).

<sup>2)</sup> Vergl. p. 2—3, 12, 14 der vorliegenden Arbeit.

<sup>3)</sup> Besonders: l. c. 1893.

<sup>4)</sup> Berthelot, Essai de mécanique chimique. T. 1. Paris 1879. p. 139.

<sup>5)</sup> W. Pfeffer bemerkt hierüber: „Deshalb läßt sich auch aus der Produktion von Kohlensäure und dem Konsum von Sauerstoff, beziehungsweise aus dem Vergleich beider, das Quantum chemischer Energie nicht bestimmen, das speziell im Atmungsprozeß disponibel wurde.“ — Pfeffer, W., Handb. d. Pflanzenphys. 2. Aufl. Bd. 2. 1904. p. 832.

<sup>6)</sup> Daß durch solche Zertrümmerungen erhebliche Temperatursteigerungen zustande kommen können, muß allerdings zugegeben werden, doch sind sie bislang nur bei Anaërobie beobachtet worden. — Vergl. Pfeffer, W., Handb. d. Pflanzenphys. 2. Aufl. Bd. 2. p. 844—847.

Forscher angewendete Arbeitsmethode in keiner Weise physiologisch zulässig ist. Die zur Untersuchung bestimmten Keimlinge wurden nämlich direkt in das Wasser des Kalorimeters geworfen, so daß sie von vornherein unter völlig anormalen Verhältnissen standen.<sup>1)</sup> Aber auch die Bestimmungen, bei denen sich die Keimlinge in einem abgeschlossenen Behälter befanden, müssen als unzulässig bezeichnet werden, da das zur Verfügung stehende Luftvolumen viel zu klein war. Schließlich kann man sich auch nicht einverstanden erklären mit der Art und Weise, in der die Bestimmung des Gaswechsels stattfand, da bei der limitierten Luftmenge sehr bald eine Anhäufung von Kohlendioxyd eintritt, wodurch dann der weitere Verlauf der Atmung beeinträchtigt werden muß. Das mag genügen, um die Unzuverlässigkeit der Bonnier'schen Resultate zu charakterisieren und die Unmöglichkeit darzutun, sie zum Ausgangspunkte weitreichender Spekulationen zu machen.

## Nachtrag.

Als sich die vorliegende Arbeit bereits im Drucke befand, gelangte ein Separat von Lucie C. Doyes in meine Hand, das sehr wertvolle Untersuchungen über die „Energie-Umsetzungen während der Keimung von Weizenkörnern“ (Extrait du Recueil des Travaux botaniques Néerlandais. Vol. XII. Livr. 4. 1915. p. 369—423; mit 2 Taf.) enthält. Besondere Bedeutung gewinnt die zitierte Arbeit dadurch, daß nicht nur der Energieverlust während der Keimung mit Hilfe der Verbrennungswärme ermittelt wurde, sondern auch gleichzeitig die Feststellung der als Wärme entbundenen Energiequantitäten stattfand. Leider muß ich es mir versagen, an dieser Stelle näher auf die Untersuchungsmethode sowie auf die gewonnenen Resultate einzugehen.

Bei der Durchsicht der einschlägigen Literatur sind von mir zwei beachtenswerte Arbeiten übersehen worden. Ich will es wenigstens nicht unterlassen, die Titel hier noch anzufügen:

1. G. J. Peirce: A new respiration calorimeter. Botanical Gazette. Vol. 46. 1908.
2. G. J. Peirce: The liberation of heat in respiration. Botanical Gazette. Vol. 53. 1912.

<sup>1)</sup> Es ist auch sehr wohl denkbar, daß die gekeimten Samen, die sich vorher nur in feuchter Luft befanden, bei der Berührung mit dem Wasser noch eine weitere Quellung erfuhren.

# Zur Kenntnis der Größe und Schwankung des osmotischen Wertes.

Von

**Gebhard Blum**

aus Tablat (Kanton St. Gallen), Schweiz.

## Einleitung.

Vergleichende Messungen des osmotischen Wertes in den verschiedenen Organen, Geweben und Zellen einer Pflanze sind bisher nur in geringer Zahl ausgeführt worden.

Wo es sich nicht um Durchschnittszahlen für ein ganzes Organ, sondern um den osmotischen Wert einzelner Zellen handelt, kann weder die Verkürzungsmethode noch die Bestimmung der Gefrierpunktserniedrigung Verwendung finden. Deshalb dürfen hier die betr. Untersuchungen von Cavara, Sutherst, Trinchieri, Nicolosi-Roncati, Dixon, Atkins etc. übergangen werden.

Mit der plasmolytischen Methode fand de Vries (1877, p. 50 und 51), daß in gleichartigen benachbarten Zellen desselben Gewebes die Grenzplasmolyse um 1—2 % Salpeterlösung differieren kann.

Seither ist der osmotische Wert in demselben Gewebe öfters verschieden gefunden worden. So gibt Pfeffer (1893, p. 296 ff.) an, daß in den Keimwurzeln von *Vicia Faba* und *Zea Mays* der Turgor des mittleren Rindenparenchyms von der Wurzelspitze in basipetaler Richtung fällt, um etwa 10 mm hinter derselben konstant zu bleiben. Nach demselben Autor (p. 399) schwankt der plasmolytische Grenzwert des Außenparenchyms in der Knotenscheide von *Triticum* und *Hordeum* zwischen 5—9, der des interfazikularen Parenchyms zwischen 8—12 %  $\text{KNO}_3$ .

1909 (p. 376—391) untersuchte Kny die Markstrahlzellen von *Salix*, *Populus* und *Aesculus Hippocastanum*. Die ungegitterten Palisaden zeigten den geringsten Wert, dann folgten die Merenchymzellen und zuletzt die Gitterpalisaden; in jüngeren Holzringen war der osmotische Wert kleiner als in älteren, im Winter höher als im Sommer.

Wieler (1887, p. 78—83) fand in den Markstrahlzellen von *Pinus silvestris* und *Populus nigra* 18—24 Atmosphären „gleich-

viel, ob im Jung- oder Spätholz.“ Für die Kambiumzellen von *Ricinus communis* gibt er 9—10, von *Helianthus annuus* 10—11 Atm. an.

Bei einer großen Zahl von Pflanzen hat Hannig (1912, p. 198 ff.) die untere Blattepidermis mit den Parenchymzellen der Wurzelrinde verglichen. In nur wenigen Fällen waren die Werte an beiden Orten gleich. Die meisten Pflanzen besaßen in den Epidermiszellen der Blattunterseite einen bis um 0,35 Mol  $\text{KNO}_3$  höheren Wert als in der Wurzelrinde; daher auch der Schluß, „daß im allgemeinen der osmotische Druck in den Wurzelgeweben geringer ist, wie in den Blattzellen“ (p. 202).

Ebenso fand Faber (1913, p. 279), daß in den Wurzeln der Mangroven „bedeutend geringere Druckwerte existieren, bei vielen bis um die Hälfte geringer als in den Blättern.“ Im Allgemeinen zeigen die Mangrovepflanzen aber sehr hohe Werte, bei *Rhizophora mucronata* bis „72 Atm.“

Die Abhängigkeit vom Standort haben E. und H. Drabble (1907, p. 117) nachgewiesen. Bei Bewohnern feuchter Standorte sank der Wert auf 0,11 Mol  $\text{NaCl}$ , bei Bewohnern trockener Sandhügel stieg er auf 0,29 und in Salzsümpfen sogar auf 0,51 Mol  $\text{NaCl}$ . Auch dieselbe Art zeigte bedeutende Schwankungen so z. B.:

*Taraxacum officinale*:

in Graben zwischen feuchtem Gras	0,11 $\text{NaCl}$
im Garten	0,12 „
in exponiertem Gehölz	0,15 „
auf Sandhügel	0,28 „

Die extremsten Zahlen hat Fitting (1911) bei Wüstenpflanzen gefunden. Er bestimmte in ausgewachsenen Blättern den osmotischen Wert der Epidermis und oft auch des Mesophylls (p. 222). Es wurde „ein Druck von 100 Atmosphären und noch höher“ gemessen.

Senn fand (1913) bei Untersuchung einheimischer Parasiten, „daß der Parasit durchwegs einen höheren Turgor entwickelt als der Wirt.“

Vielfach wurde auch der Einfluß äußerer Faktoren auf den osmotischen Wert untersucht. So gibt Copeland (1896, p. 30) an, daß bei Keimpflanzen „eine hinreichend hohe oder niedrige Temperatur eine Zunahme des Turgors bewirkt.“

Lidforss (1907, p. 66) wies nach, „daß der Turgor bei den wintergrünen Blättern im Winter eine wesentliche Steigerung erfährt.“

Winkler (1913, p. 499) bestätigte diese Angaben für viele Holzpflanzen, indem er fand, daß im Kambium und Mesophyll „im Januar der Turgorwert um ca. 2 %  $\text{KNO}_3$  höher ist, als im Oktober.“

Wie aus dieser kurzen Übersicht hervorgeht, sind unsere Kenntnisse in verschiedenen Punkten wesentlich bereichert worden; dagegen fehlen meines Wissens vergleichende Untersuchungen, die



sich auf die verschiedenen Gewebe einer Pflanze erstrecken und systematisch während längerer Zeit durchgeführt worden sind. Ich habe mir deshalb die Aufgabe gestellt, den osmotischen Wert in den verschiedenen Geweben und verschiedenen Zellen desselben Gewebes zu bestimmen und Erfahrungen über seine tägliche und jährliche Schwankung zu sammeln. Daran anschließend sollen auch die Wirkungen der äußern Faktoren besprochen werden.

## Arbeitsmethode.

Als Plasmolytikum dienten Lösungen von  $\text{KNO}_3$ . Spezielle Untersuchungen über dessen Permeabilität stellte ich nicht an. Doch zeigten gelegentliche Beobachtungen an Zellen der verschiedensten Gewebe, daß für die zur Anwendung gekommenen Konzentrationen, in der zur Untersuchung nötigen Zeit (20 resp. 40 Min.), ein merkliches Eindringen der Salpeterlösung nicht stattfand. Parallelversuche mit Rohrzucker ergaben eine sehr gute Übereinstimmung der Resultate. Lagen dagegen die Schnitte einige Stunden in der Salpeterlösung, so war eine Deplasmolyse öfters zu beobachten.

Die Lösungen waren volumnormal (ein Mol in 1000  $\text{cm}^3$  Lösung) und wurden in etwa 20  $\text{cm}^3$  große, mit Glasstöpsel verschließbare Fläschchen eingefüllt, in welche die zu untersuchenden Schnitte gelegt wurden. Je nach Umständen erneuerte ich diese Lösungen nach ein- bis dreimaligem Gebrauch.

Zur Untersuchung dienten folgende Pflanzen:

1. *Helleborus foetidus*, im Unterholz eines Buchenwaldes auf einem Molassehügel, der sich längs der Saane, südl. des bot. Instituts, erhebt und die Richtung West-Ost hat;
2. *Urtica dioeca*, am schattigen Nordrand eines Tannenwaldes;
3. *Fagus silvatica*, stets aus mitten im Buchenwald stehenden Exemplaren ausgewählt, die auf dem trockenen Südabhang des oben erwähnten Hügels wuchsen;
4. *Sedum acre*, von einem sonnigen Molassefelsen an der Saane;
5. *Funaria hygrometrica*, auf der Südseite einer alten Mauer

Die Standorte der ersten drei Pflanzen waren kaum 3 Min. vom bot. Institut entfernt, sodaß das Material stets ganz frisch zur Untersuchung gelangen konnte.

Bei osmotischen Bestimmungen ist streng darauf zu achten, daß das Untersuchungsmaterial möglichst schnell in die Lösung hinein kommt. Frei an der Luft liegende krautige Pflanzen (Beleg 295) erhöhen ihren osmotischen Wert unter Umständen schon nach einer Viertelstunde und steigern ihn allmählich bis zu einem Maximum.

Die Wurzeln grub ich mit der Erde aus, brachte sie in einem Topf ins Laboratorium und entfernte den Humus sorgfältig.

unter Leitungswasser. Nach oberflächlichem Abtrocknen mit Filtrierpapier wurden die Schnitte hergestellt.

*Sedum* und *Funaria* bezog ich aus etwas größerer Entfernung (ca. 15 Min.). Sie wurden zum Transport sorgfältig mit Papier umwickelt.

Bei den vorliegenden Untersuchungen kam es in erster Linie auf eine Orientierung über die Verteilung des osmotischen Wertes in den verschiedenen Organen, Geweben und Zellen derselben Pflanze an. Deshalb genügte es, die  $\text{KNO}_3$ -Konzentrationen in einem Abstand von 0,05 Mol zu halten. Die Zellen eines Schnittes galten als plasmolysiert, wenn die Mehrzahl schwache, aber deutliche Plasmolyse zeigte. War die Plasmolyse bei einer bestimmten Konzentration noch nicht eingetreten, bei der um 0,05 Mol höher gelegenen aber stark, so galt das Mittel als der gesuchte Wert. — Wo es sich darum handelte, benachbarte Zellen desselben Gewebes miteinander zu vergleichen (z. B. die Zellen der Rindenschichten von außen nach innen), waren Konzentrationsstufen von 0,05 Mol zu groß, um deutliche Unterschiede zu erhalten. In diesen Fällen wurden daher Abstufungen von 0,01 Mol  $\text{KNO}_3$  verwendet.

Um die Plasmolyse gut zu sehen, macht man bei den Epidermis- und Schwammparenchymzellen des Blattes am besten Flächen-, bei den Palisaden Querschnitte. Bei den übrigen Zellen des Blattstiels, des Stengels und der Wurzel waren in Radial- und Tangentialrichtung geführte Längsschnitte am vorteilhaftesten. Bei jeder untersuchten Spezies ging der plasmolytischen Bestimmung eine genaue anatomische Untersuchung und längere Einübung voraus. Dies war nötig, um die verschiedenen Zellformen, wie Geleitzellen, Leptoparenchym etc. stets sicher zu erkennen.

Für jedes Gewebe wurde die ungefähre Konzentration der Grenzlösung zum Voraus ermittelt, sodaß zur genauen Bestimmung eine relativ geringe Zahl von Lösungen nötig war.

Um die Bestimmung unter möglichst gleichen Bedingungen durchzuführen, blieben die Schnitte gleichlang in den Lösungen: bei allen krautigen Teilen ca. 25 Min.; bei Stamm und Wurzel von *Fagus* erwies es sich als zweckmäßig, die Einwirkung auf ca. 40 Min. zu verlängern.

Die Temperatur der Lösungen schwankte stets (Sommer und Winter) zwischen 14 und 18° C., sodaß im Winter die Zellen eine Temperaturerhöhung bis gegen 20° erfahren konnten. Nun wird aber durch eine Erwärmung um 20° der plasmolytische Gleichgewichtszustand bekanntlich nicht verschoben. Hierbei ist allerdings vorausgesetzt, daß weder die osmotisch wirksame Substanz, noch die diosmotische Fähigkeit des Plasmas verändert werde. Bei der kurzen Dauer der Einwirkung (20–40 Min.) und der meist geringen Temperaturschwankung von nur wenigen Graden, glaubte ich diese Voraussetzung machen zu dürfen. Zwar fand Rysselberghe (1902, p. 229) die Permeabilität der *Tradescantia*epidermis für  $\text{KNO}_3$  bei 20° ca. 7 Mal größer als bei 0°; da jedoch zur

Deplasmolyse immerhin 8 Stunden nötig waren, so fällt dieser Faktor für uns nicht in Betracht.

Am einfachsten gestaltet sich die plasmolytische Methode, wenn die Zellwand sich nicht kontrahiert; dies trifft aber jedenfalls in der Regel nicht zu und kann bei Vernachlässigung bedeutende Fehler verursachen, mit denen die meisten bisherigen Untersuchungen behaftet sind. Die für meine Zwecke nötigen Korrekturen ergeben sich aus Tab. 1 (bei *Funaria* ist die Volumenreduktion unbedeutend, so daß sie nicht in Berechnung gezogen wurde), deren Berechnung aus den folgenden Beispielen ersichtlich ist:

1. Beispiel. Für eine annähernd zylindrische Zelle des *Helleborus*blattes war:

Länge <sup>1)</sup> der Palisadenzelle vor der Plasmolyse	$l_1 = 0,13485$ mm
„ „ „ nach „ „	$l_2 = 0,1189$ „
Breite „ „ vor „ „	$b_1 = 0,0364$ „
„ „ „ nach „ „	$b_2 = 0,0325$ „
Volumen vor der Plasmolyse	$v_1 = 0,000140257$ mm <sup>3</sup>
„ nach „	$v_2 = 0,000098587$ „
Volumabnahme somit	$0,000041670$ mm <sup>3</sup> = 29,71 %

2. Beispiel. Die Inhaltsbestimmung unregelmäßig konturierter Epidermiszellen gestaltet sich bedeutend schwieriger. Für meine Zwecke konnte es genügen, die Zelle als Parallelepiped aufzufassen, dessen Länge und Breite auf Flächenschnitten in zwei zueinander senkrechten Richtungen gemessen wurde. Für jede Art von Epidermiszellen nahm ich eine mittlere, aus ca. 15 Bestimmungen ermittelte Dicke an. So gestaltet sich die Rechnung für eine Epidermiszelle der Blattoberseite von *Urtica* folgendermaßen:

Länge vor der Plasmolyse	$l_1 = 0,025987$ mm
„ nach „ „	$l_2 = 0,0231$ „
Mittlere Breite vor der Plasmolyse	$b_1 = 0,01155$ „
„ „ nach „ „	$b_2 = 0,010395$ „
Durchschnittliche Höhe vor der Plasmolyse	$h_1 = 0,0063525$ „
„ „ nach „ „	$h_2 = 0,0061215$ „
Volumen vor der Plasmolyse	$v_1 = 0,000001907$
„ nach „ „	$v_2 = 0,000001469$
Volumabnahme somit	$0,000000438$ mm <sup>3</sup> = 22,97 %

3. Beispiel. Für annähernd kugelige Zellen, wie sie im Blattparenchym von *Sedum* häufig sind, benutzte ich die Formel

<sup>1)</sup> Bei allen (mit dem Zeichnungssokular von Leitz verfertigten Skizzen) diesen Dimensionsänderungen wurde die Zellwand nie mitgemessen, was bei dünnen Wänden kaum in Betracht fällt, bei dicken Membranen aber wohl von Bedeutung sein kann.

$\frac{4}{3} r^3 \pi$ , wobei für  $r$  natürlich ein Mittelwert gewählt wurde. So war bei einer Zelle

vor der Plasmolyse:

$$d_1 = 0,10164 \text{ mm}$$

$$d_2 = 0,1028 \text{ „}$$

$$d = \frac{d_1 + d_2}{2} = 0,1022 \text{ mm}$$

$$\text{und } v_1 \text{ somit } 0,00055864 \text{ mm}^3$$

nach der Plasmolyse

$$d_1 = 0,09702 \text{ mm}$$

$$d_2 = 0,0947 \text{ „}$$

$$d = \frac{d_1 + d_2}{2} = 0,09586 \text{ mm}$$

$$\text{und } v_2 \text{ somit } 0,00046098 \text{ mm}^3$$

Volumverkleinerung also  $0,00009766 \text{ mm}^3$  oder  $17,49 \%$ .

Die Schwammparenchymzellen wurden in einzelne Zylinder zerlegt und durch Summierung ihrer Volumina der Inhalt gefunden.

Die Änderung des Zellvolumens im Laufe eines Tages konnte in dieser Arbeit noch nicht berücksichtigt werden.

## I. Kapitel:

### Der osmotische Wert in verschiedenen Zellen ein und desselben Gewebes.

Der osmotische Wert ist nicht für alle Zellen ein und desselben Gewebes der gleiche. Schon de Vries (1884, p. 469) gibt für die untere Epidermis der Blätter von *Tradescantia discolor* an, „daß die zur Plasmolyse gerade erforderliche Konzentration für verschiedenen Stellen desselben Blattes entnommene Präparate nicht genau dieselbe ist.“ Ferner betrachtet man allgemein ein Gewebe als plasmolysiert, wenn die Mehrzahl der Zellen plasmolysiert ist.

1. Gewebe in gleicher Höhe. Der osmotische Wert ist in verschiedenem Abstand vom Boden und auch in derselben Höhe in verschiedenen Zellschichten ein und desselben Gewebes wesentlich anders. Sogar für benachbarte Zellen desselben Gewebes und selbst der gleichen Zellschicht weichen die Salpeterwerte etwas ab; doch sind bei den verwendeten Konzentrationsstufen Differenzen in derselben Schicht relativ selten und klein und kommen daher für uns nicht in Betracht.

a. Rindenparenchym, verschiedene Schichten in gleicher Höhe. Die Rindenzellen von *Helleborus* sind in Schichten, nach Art von ineinander geschachtelten Hohlzylindern ange-



Tabelle 1.  
Volumenreduktion der Zellen bei Plasmolyse.

Gewebeart	<i>Helleborus foetidus</i>			<i>Urtica dioeca</i>			<i>Sedum acre</i>			<i>Fagus sylvatica</i>		
	Volumabnahme in %		Zahl d. Messungen	Volumabnahme in %		Zahl d. Messungen	Volumabnahme in %		Zahl d. Messungen	Volumabnahme in %		Zahl d. Messungen
	gemessen	angenommen		gemessen	angenommen		gemessen	angenommen		gemessen	angenommen	
Blattspreite.												
Epidermis-Mittelnerv, Unters.	19,30	20	5	23,68	25	10	—	—	—	—	—	—
„ „ Unterseite	30,32	30	11	26,87	25	11	37,42	37,5	19	23,84	25	16
„ „ Oberseite	19,41	20	10	26,45	25	12				23,55	22,5	23
Schwammparenchym	24,39	25	6	19,31	20	7	—	—	—	21,96	22,5	4
Palisadenparenchym	27,47	27,5	9	23,38	25	9	—	—	—	26,73	25	6
„ Mesophyll	—	—	—	—	—	—	24,51	25	8	—	—	—
Blattstiel.												
Epidermis	26,12	25	12	22,48	22,5	11	—	—	—	9,56	10	7
Rindenzellen	19,15	20	6	21,70	20	5	—	—	—	9,31	10	3
Parenchym, Leptom	—	—	—	17,12	17,5	6	—	—	—	—	—	—
„ Hadrom	16,84	17,5	6	9,57	10	6	—	—	—	—	—	—
Geleitzellen	12,14	12,5	6	12,31	12,5	5	—	—	—	—	—	—
Kambium	11,38	12,5	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Stengel.												
Epidermiszellen, jung <sup>1)</sup>	26,50	25	8	24,92	25	12	37,92	37,5	14	—	—	—
„ „ alt <sup>2)</sup>	9,64	10	6	11,17	10	8				—	—	—
Rindenzellen, jung <sup>1)</sup>	28,85	27,5	3	17,24	17,5	5	19,09	20	10	—	—	—
„ „ alt <sup>2)</sup>	8,89	10	8	12,14	12,5	4				—	—	—
Parenchym, Leptom	—	—	—	10,79	10	5	—	—	—	9,05	10	3
„ Hadrom	16,8	15	5	8,2	10	5	12,73	12,5	7	—	—	—
Geleitzellen	11,27	10	6	11,43	10	9	12,98	12,5	5	—	—	—
Siebröhren (jung)	4,32	4	2	9,73	10	2	—	—	—	—	—	—
Kambium	11,04	15	7	9,68	10	5	9,61	10	6	—	—	—
Markzellen	11,7	10	5	19,57	20	5	18,81	20	6	—	—	—
Wurzel.												
Epidermis a. d. Wurzelspitze	29,13	30	3	30,44	30	3	23,04	22,5	3	—	—	—
Rindenzellen, jung <sup>1)</sup>	24,13	25	4	23,98	25	7	29,83	30	5	—	—	—
„ „ alt <sup>2)</sup>	15,43	15	6	20,78	20	4				—	—	—
Parenchym, Leptom	—	—	—	10,09	10	5	—	—	—	—	—	—
„ Hadrom	8,32	10	5	9,43	10	6	—	—	—	—	—	—
Geleitzellen	10,59	10	5	10,76	10	6	—	—	—	—	—	—
Siebröhren (jung)	9,68	10	5	7,16	7,5	3	—	—	—	—	—	—
Kambium	11,83	10	4	10,17	10	6	—	—	—	—	—	—
Kelchblatt.												
Epidermis	27,64	27,5	9	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Parenchym	26,67	27,5	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Staubfaden.												
Epidermis	29,14	30	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Parenchym	21,93	20	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Fruchtknoten												
Epidermis	12,22	12,5	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Parenchym	37,23	37,5	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—

1) In jungen, im Wachstum begriffenen Stengel und Wurzelpartien.

2) In ausgewachsenen Teilen.

ordnet. Nicht zu weit entfernte Zellen einer bestimmten Schicht haben, wie man sich an Tangentialschnitten leicht überzeugen kann, fast denselben osmotischen Wert. Dagegen zeigen benachbarte Zellen verschiedener Schichten, wie aus den Tabellen 2—4 hervorgeht,<sup>1)</sup> meist deutliche Abweichungen.

Die erste Kolonne gibt die Nummerierung der Schichten von außen (1) nach innen; die folgenden Kolonnen enthalten den in den betr. Zellen gemessenen osmotischen Wert. Zum Vergleich ist unten der Mittelwert sämtlicher Schichten sowie der größte Unterschied der verschiedenen Schichten in Mol  $\text{KNO}_3$  angegeben.

In Tabelle 2 z. B. beträgt bei der jungen Wurzel der osmotische Wert der äußersten Rindenschicht 0,344, der innersten

Tabelle 2.  
Wurzelrindenzellen von *Helleborus foetidus*. 25. IV. 13.

Nummer der Schichten	Osmotischer Wert		
	junge Wurzel	ältere Wurzel	ältere Wurzel
außen 1	0,344	0,382	0,373
2	0,373	0,382	0,382
3	0,382	0,396	0,396
4	0,382	0,396	0,396
5		0,396	0,417
6		0,417	0,435
7		0,435	0,453
8		0,435	0,435
innen 9		0,435	0,435
Mittelwert	0,370	0,408	0,414
Größter Unterschied in Mol	0,038	0,053	0,08

0,382 Mol  $\text{KNO}_3$ , der Unterschied also  $0,382 - 0,344 = 0,038$  Mol  $\text{KNO}_3$ .

Der osmotische Wert der Wurzelrindenzellen von *Helleborus* (Tab. 2) nimmt von außen nach innen zu, sowohl bei der jüngern, noch mit Wurzelhaaren versehenen Partie, als auch bei ältern, schon verkorkten Wurzelteilen (vergl. auch Beleg 44). Dieses Verhalten ist nicht mehr so regelmäßig bei den Rindenzellen des Blattstiels (Tab. 4) und ganz unbestimmt (Beleg 131, II. Messung) oder geradezu umgekehrt (Tab. 3) in der Stengelrinde.

Bei *Urtica* verhalten sich die Rindenzellen der Wurzel (Belege 167, 187 und 211) gleich wie bei *Helleborus*: die Stengelrindenzellen (Belege 177 und 185) zeigen eine annähernd regelmäßige Zunahme von außen nach innen. Bei den Blattstielrindenzellen wurden die wenigen Schichten stets nur als äußere und

<sup>1)</sup> Hier wie in den folgenden Tabellen wurde zur Illustration jeweils eine beliebige Messung herausgegriffen, die als solche — d. h. nicht als Gesamtdurchschnitt — an dem beigefügten Datum leicht kenntlich ist. Doch stellt natürlich auch hier jede Zahl ein Mittel aus 2—3 Beobachtungen dar.

innere unterschieden; je nach den Verhältnissen waren die Werte in denselben verschieden (vergl. z. B. Tabelle 16 mit Beleg 210 oder 212).

Bei *Fagus* habe ich die Rindenzellen nur in jungen Blattstielen schichtenweise untersucht und eine Zunahme von außen nach innen gefunden (Beleg 216). In älteren Blattstielen, im Stamm und in der Wurzel waren (bei der verwendeten Abstufung des Plasmolytikums) Differenzen nicht oder weniger deutlich nachweisbar. Ich habe deshalb hier nur zwischen äußeren und inneren Rindenzellen unterschieden, wobei die äußeren 4—6, die inneren 4—8 Schichten umfassen konnten.

*Sedum* besitzt sowohl im Stengel als in der Wurzel nur wenige Rindenschichten; sie verhalten sich (Belege 282 und 283) im allgemeinen wie die von *Urtica* und *Helleborus*.

Tabelle 3.

Stengelrindenzellen  
von *Helleborus foetidus*.

8. IV. 13 4<sup>h</sup> p. m.

Nummer der Schichten	Osmotischer Wert
1—3	0,675
4—5	0,675
6—9	0,652
10—15	0,63
Mittelwert	0,658
Größt. Unterschied in Mol	0,045

Tabelle 4.

Blattstielrindenzellen von *Helleborus foetidus*. 11. VI. 13 2<sup>h</sup> p. m.

Nummer der Schichten	Osmotischer Wert	
	I	II
1	0,468	0,468
2	0,468	0,45
3	0,45	0,468
4	0,468	0,485
5	0,485	0,485
6	0,506	0,506
7	0,485	0,485
8	—	0,506
9	—	0,506
Mittelwert	0,476	0,484
Größt. Unterschied in Mol	0,056	0,056

b. Übrige Gewebe in Stamm und Wurzel. Die Parenchymzellen des Leptoms (d. h. Parenchymzellen, welche an die Siebröhren oder Geleitzellen direkt angrenzen) sind bei den untersuchten Krautpflanzen meist in Schichten angeordnet, die jedoch keine Differenzen aufweisen. Das gleiche gilt für die Parenchymzellen der sekundären Rinde bei *Fagus*.

Im Kambium zeigte die Plasmolyse bei allen untersuchten Krautpflanzen die größte Gleichmäßigkeit, sodaß bei der Einwirkung der Grenzkonzentration sehr selten stark- oder unplasmolytierte Zellen zu sehen waren.

Der osmotische Wert der Parenchymzellen des Hadroms (d. h. Parenchymzellen, welche unmittelbar an Gefäße oder Tracheiden angrenzen) ist bei *Helleborus*, *Urtica* und *Sedum* in demselben Radialschnitt verschieden. Weiter innen gelegene Hadromparenchymzellen haben oft einen höheren, oft einen niedrigeren Wert als periphere, doch sind die Abweichungen von Mittelwert so, daß

sie für uns kaum in Betracht fallen. Bei *Fagus* dagegen besitzt das Holzparenchym der älteren Jahresringe eine deutlich höhere Grenzkonzentration (Beleg 260) als das der jüngern; der Übergang ist in dem mitgeteilten Beispiel sprunghaft (plötzliche Zunahme von 1,00 auf 1,05).

Die Markzellen aller untersuchten Pflanzen plasmolysieren schichtenweise. Die den Leitbündeln anliegenden Schichten haben einen kleinern osmotischen Wert, als die nach innen gelegenen (Belege 25, 203); doch ist die Steigerung oft ganz unregelmäßig (Beleg 119).

c. Blattspreite. Sämtliche Gewebe gelangten an verschiedenen Stellen der Längen- und Breitendimension der Spreite zur Untersuchung. Die Schnitte 1–5 stammen aus der Nähe des Mittelnerven, 1 von der Spitze, 5 von der Basis. Die Schnitte a–e wurden an der breitesten Stelle des Blattes ausgeführt, a am Mittelnerv, e (resp. d) am Rande. Die Schnitte 2, 3, 4, b, c, d liegen zwischen den oben genannten in ungefähr gleichen Intervallen. Schnitt 3 koinzidiert jeweils mit Schnitt b.

Die Messungen finden sich in den Tab. 5–9.

Beim *Funariablatt* (Tab. 5 und Belege 284, 285, 286, 289, 293) müssen wir unterscheiden zwischen dem Mittelnerven und den übrigen Blattzellen. In beiden Fällen nimmt der osmotische Wert von der Spitze gegen die Basis sprunghaft zu, wobei stets ganze Zellgruppen die gleiche Konzentration besitzen. In von der Blattspitze gleichweit entfernten Schichten überragt der osmotische Wert der Nerven regelmäßig den des übrigen Gewebes.

Tabelle 5.  
Blattzellen von *Funaria hygrometrica*.

Nummerierung	Osmotisch. Wert. 24.VII. 13.		Osmotisch. Wert. 4. VIII. 13.	
	Blatt- parenchym	Parenchym d. Blattnerven	Blatt- parenchym	Parenchym d. Blattnerven
Spitze 1	0,359	0,495	0,359	0,585
2	0,382	0,54	0,382	0,63
3	0,435	0,562	0,435	0,652
4	—	0,585	0,474	0,64
Basis 5	0,466	0,63	0,538	—
Größter Unterschied in Mol	0,411	0,562	0,437	0,618
Mittelwert	0,107	0,135	0,179	0,067

Im Gegensatz zu *Funaria* zeigen bei der *Helleborusspreite* die Zellen der gleichen Gewebe geringere Unterschiede zwischen Spitze und Basis (Tab. 6 und Beleg 69). Der osmotische Wert ist, wie bei *Funaria*, gewöhnlich an der Basis höher als an der Spitze, ferner am Blattrand kleiner als in der Umgebung des Mittelnerven.



Tabelle 6.  
Blattzellen von *Helleborus foetidus* 25. II. 14.

Nummerierung	Epidermis			Schwamm- parenchym	Palisaden- parenchym
	Mittel- nerv unt.	Unter- seite	Oberseite		
Spitze 1	0,40	0,367	0,40	0,656	0,875
2	0,40	0,385	0,42	0,675	0,875
3	0,42	0,385	0,44	0,712	0,875
4	0,44	0,385	0,46	0,712	0,875
Basis 5	0,44	0,367	0,46	0,712	0,84
Mittelwert	0,42	0,378	0,436	0,693	0,868
Mittelnerv a		0,367	0,46	0,712	0,91
b		0,385	0,44	—	0,875
c		—	—	0,675	0,857
Rand d		0,367	0,40	—	0,84
Mittelwert		0,373	0,433	0,694	0,871
Größter Unterschied in Mol	0,04	0,018	0,06	0,056	0,07

Bei *Fagus* sind die Unterschiede zwischen Blattmitte und Blattrand ebenfalls gering, sie wurden in Tab. 7 u. 8 weggelassen und mögen in Beleg 225 nachgesehen werden. Dagegen lassen sich zwischen Spitze und Basis bisweilen sehr starke Ausschläge bemerken (Tab. 7 und 8); besonders in der Epidermis des Sonnenblattes sind sie auffallend groß, in den übrigen Zellen dagegen bedeutend geringer.

Tabelle 7.  
Sonnenblatt von *Fagus silvatica*. 24. V. 13.

Nummerierung	Epidermis		Schwamm- parenchym	Palisaden- parenchym
	Unterseite	Oberseite		
Spitze 1	0,525	0,44	0,563	0,975
2	0,469	0,408	0,542	0,975
3	0,469	0,44	0,542	0,975
4	0,45	0,408	0,522	0,956
Basis 5	0,394	0,349	0,522	0,956
Mittelwert	0,461	0,409	0,538	0,967
Größt. Untersch. i. Mol	0,131	0,091	0,041	0,019

Bei *Urtica* ist der osmotische Wert an der Blattspitze kleiner als am Grunde, ferner am Rand kleiner als in der Gegend des Mittelnerven (Tab. 9).

Bei *Sedum* sind die Unterschiede an verschiedenen Stellen des Blattes unbedeutend (Beleg 271). Gewöhnlich besitzen die peripheren Zellen etwas höhere Werte als die zentralen.

2. Gewebe in verschiedener Höhe. In allen Geweben ändert sich der osmotische Wert mit der Entfernung vom Boden,

doch besitzt jedes Gewebe wieder ein besonderes Verhalten (vergl. Tab. 10—13; Ausführlicheres in den Belegen).

a. *Helleborus* (Tab. 10). Was zunächst die Epidermiszellen betrifft, so zeigt die Blattunterseite den kleinsten Wert (0,385)

Tabelle 8.  
Schattenblatt von *Fagus sylvatica*. 24. V. 13

Nummer	Epidermis		Schwamm- parenchym	Palisaden- parenchym
	Unterseite	Oberseite		
Spitze 1	0,487	0,44	0,563	0,956
2	0,525	0,44	0,542	0,956
3	0,487	0,408	0,563	0,975
4	0,469	0,408	0,582	0,975
Basis 5	0,45	0,349	0,601	0,967
Mittelwert	0,484	0,409	0,57	0,966
Größt. Untersch. i. Mol	0,075	0,091	0,059	0,019

er steigt kontinuierlich in der Richtung Stielspitze—Stengelbasis (0,72) und erreicht hier das Maximum. Gegen die Stengel- und Wurzelspitze nimmt er wieder ab.

Tabelle 9.  
Blattzellen von *Urtica*. 23. V. 13.

Nummer	Mittel- nerv	Epidermis			Schwamm- par- enchym	Palisaden- par- enchym
		Seiten- nerv	Unter- seite	Oberseite		
Spitze 1	0,338	—	0,375	0,357	0,60	0,884
2	0,375	—	0,393	0,375	0,60	0,884
3	0,393	—	0,432	0,412	0,60	0,906
4	0,393	—	0,45	0,412	0,62	0,923
5	0,393	—	0,485	0,45	0,64	0,942
6	0,432	—	0,506	0,468	0,66	0,960
Basis 7	0,45	—	0,506	0,485	0,64	0,960
Mittelwert	0,396	—	0,450	0,423	0,623	0,923
Beim Mitteln. a	—	0,432	0,485	0,45	0,64	0,923
b	—	0,432	0,468	0,45	0,62	0,906
c	—	0,412	0,45	0,412	0,62	0,906
d	—	0,375	0,412	0,393	0,62	0,884
Rand e	—	0,375	0,393	0,375	0,60	0,884
Mittelwert	—	0,405	0,442	0,416	0,62	0,90
Größter Unter- schied in Mol	0,112	0,057	0,131	0,128	0,06	0,076

Bei den Rindenzellen unterscheiden wir von jetzt an nur noch zwischen äußern und innern; die Zahlen stellen also Mittelwerte aus mehreren Schichten dar. Das Maximum findet sich in Stengelmittle und -basis; gegen die Stengelspitze und besonders

beim Übergang in die Wurzel fällt der osmotische Wert. Die Wurzel selbst zeigt ein Ansteigen von der Basis zur Spitze, was allerdings nur bei Berücksichtigung der Volumenreduktion hervortritt.

Die Geleitzellen<sup>1)</sup> zeigen keine starken Abweichungen, aber ein ziemlich unregelmäßiges Verhalten.

Die Siebröhren wurden nur in den jungen Stielen, Stengeln und Wurzeln untersucht. Die Plasmolyse begann an den Querwänden. — In den oberirdischen Organen ist ihr Wert etwas höher als in den Wurzeln.

Tabelle 10.

*Helleborus foetidus.* 19. IV. 13.

		Epidermis	Rinde		Geleitzellen	Siebröhren	Kambium	Hadromparenchym	Mark
			außen	innen					
Wurzel	Spitze	0,64	0,495	0,569	0,562	0,53	0,516	0,552	
	Mitte		0,474	0,516	0,607		0,516	0,531	
	Basis		0,453	0,474	0,54		0,516	0,531	
Stengel	Basis	0,72	0,63	0,652	0,562		0,531	0,617	0,585
	Mitte	0,65	0,63	0,652	0,562		0,552	0,617	0,54
	Spitze	0,525	0,607	0,63	0,54		0,54	0,595	0,54
Blattstiel (Unterseite)	Basis	0,562	0,525	0,525	0,531		0,531	0,538	
	Spitze	0,525	0,506	0,506	0,531	0,576	0,531	0,516	
Blattspreite									
Unterseite, Mittelnerv		0,52							
	Unterseite	0,385							
	Oberseite	0,46							
Mittelwert		0,554	0,54	0,565	0,554	0,553	0,529	0,562	0,555
Größt. Untersch. i. Mol		0,335	0,177	0,178	0,076	0,046	0,036	0,101	0,045

Von allen untersuchten Geweben weist das Kambium die geringsten Schwankungen auf.

Größer sind die Differenzen im Hadromparenchym. Das Maximum des osmotischen Wertes liegt in der untern Stengelhälfte, das Minimum in der Spitze des Blattstiels.

Die Markzellen haben hier, wie fast überall, das Maximum in den ältern Partien.

Die in den Belegen 76, 121, 124, 134, 140, 142, 144 und 153 angegebenen Messungen zeigen mit kleinen Abweichungen dasselbe Schema.

Die höchsten osmotischen Werte der ganzen Pflanze finden sich bei *Helleborus* in der Außenrinde der Stengelpartie, die niedrigsten in der untern Blattepidermis.

<sup>1)</sup> Nach Strasburger (p. 308) fehlt dem Siebteil der Ranunculaceen das Leptoparenchym. Ich habe deshalb alle die Zellen, welche die Siebröhren unmittelbar begrenzen (radialer Längsschnitt), als Geleitzellen bezeichnet.

b. *Urtica dioeca* (Tab. 11). Das für diese Untersuchung benutzte Exemplar bestand aus 10 Stengelinternodien, in deren Mitte jeweilen sämtliche Gewebe gemessen wurden. Die Zahlen 1—10 in der ersten Kolonne der Tab. 11 geben die Reihenfolge der Internodien von der Stengelbasis zur Spitze. Zum Vergleich sind auch die Epidermiszellen der Mitte der Blattspreite, neben dem Mittelnerven gemessen, angegeben. Das Blatt wurde dem fünften Internodium entnommen. Die Wurzeln untersuchte ich etwa 2 cm von der Spitze entfernt und beim Übertritt ins Rhizom.

Tabelle 11.  
*Urtica dioeca*. 4. XI. 13.

	Epidermis	Rinde		Leptom- paren- chym	Geleit- zellen	Sieb- röhren	Kam- bium	Hadrom- paren- chym	Mark
		außen	innen						
Wurzel Spitze		0,477	0,525	0,613	0,63?	0,652	0,63?	0,585	
Basis		0,525	0,544	0,634	0,607		0,634	0,63	0,375
Internodium									
1 (Basis)	0,585	0,531	0,525	0,603	0,72		0,54	0,659	0,425
2	0,54	0,552	0,525	0,60	0,72		0,54	0,636	0,40
3	0,495	0,577	0,581	0,62	0,72		0,54	0,636	0,45
4	0,45	0,531	0,525	0,64	0,72		0,56	0,636	0,425
5	0,425	0,552	0,525	0,60	0,742		0,52	0,617	0,40
6	0,413	0,51	0,469	0,56	0,72		0,54	0,595	0,40
7	0,434	0,489	0,45	0,54	0,677		0,52	0,552	0,40
8	0,413	0,466	0,431	0,56	0,677		0,48	0,552	0,425
9	0,413	0,435	0,394	0,50	0,677		0,48	0,51	0,41
10 (Spitze)	0,392	0,435	0,375	0,44	—	0,742	0,48	0,466	0,35
Blattstiel (Un- terseite) Basis	0,455	0,417	0,412	0,437	0,585		0,48	0,547	
Spitze	0,434	0,477	0,433	0,402	0,585		0,48	0,525	
Blattspreite									
Mittelwert	0,445								
Unterseite	0,45								
Oberseite	0,41								
Mittelwert	0,450	0,498	0,48	0,554	0,627	0,697	0,53	0,582	0,405
Größter Unter- schied in Mol	0,193	0,16	0,206	0,238	0,157	0,09	0,154	0,193	0,10

Was die Epidermiszellen anbetrifft, so fällt der osmotische Wert im Stengel sehr regelmäßig vom untersten zum obersten Internodium; im Blattstiel fällt er ebenfalls von unten nach oben. Bei den Blattepidermen besitzt in diesem speziellen Fall die Oberseite den kleinern Wert; doch ist dieses Beispiel eine Ausnahme, da sonst die Oberseite den Wert der Unterseite übertrifft. Diese Gesetzmäßigkeiten fand ich bei allen Exemplaren unter normalen Verhältnissen (z. B. Belege 192, 195, 196); besondere Umstände können eine Änderung herbeiführen (Beleg 212).

Der osmotische Wert der Rindenzellen nimmt von der äußersten Wurzelspitze bis zum dritten Stengelinternodium zu, und



von da gegen die Spitze wieder ab. Im Blattstiel zeigt die Spitze einen größeren Wert als die Basis.

Das Leptomparenchym besitzt in der Wurzel einen hohen Wert; in der unteren Stengelpartie ist er kleiner, und steigt gegen das vierte Internodium, um von da bis zur Spitze wieder abzunehmen. Dieses Verhalten wird selten geändert (Beleg 208).

Die Geleitzellen zeigen ein Maximum in der untern und mittlern Stengelpartie, ein Minimum im Stiel (umgekehrt in Beleg 191 und 205).

Die Siebröhren besitzen an der Stengelspitze einen höhern Wert als an der Wurzelspitze.

Tabelle 12.  
*Fagus silvatica*. 5. VII. 13.

	Rinde		Lep- tom- paren- chym	Geleit- zellen	Kam- bium	Holz- paren- chym	Markstrahl- zellen	
	außen	innen					Rinde	Holz
Wurzel 1 (Spitze)	0,525	0,525	—		0,55	0,80		
2	0,45(?)	0,575	0,472(?)		0,575	0,80		
3	0,60	0,625	0,472		0,625	0,825		
4	0,60	0,575	0,495		0,625	0,875		
5	0,60	0,65	—		0,55	0,95		
Stamm 6 (0 m üb. Bod.)	0,65	0,65	0,517	0,775	0,575	0,90	0,775	0,75
7 (0,5 " " )	0,675	0,675	0,495	0,80	0,60	0,95	0,825	0,775
8 (1 m " " )	0,75	0,725	0,517	0,80	0,60	0,95	0,825	0,80
9 (1,5 " " )	0,725	0,70	0,54	0,825	0,65	0,975	0,85	0,80
10 (2 m " " )	0,75	0,70	0,517	0,80	0,65	0,975	0,875	0,85
Ast 11 (3 m " " )	0,75	0,725	0,54	0,825	0,65	0,975	0,85	0,825
12 (3 " " " )	0,75	0,75	0,585	0,80	0,625	0,925	0,80	0,80
13 (3,5 " " " )	0,70	0,70	0,562	0,85	—	0,925	—	—
Zweig 14 (4 m " " )	0,70	0,70	—	0,825	—	0,90	—	—
Mittelwert	0,659	0,663	0,519	0,811	0,606	0,909	0,829	0,80
Größter Unterschied in Mol	0,3	0,225	0,113	0,075	0,1	0,175	0,1	0,1

Das Kambium hat große Werte in den Wurzeln, kleinere in der untern Stengelpartie, die geringsten im oberen Teil des Stengels (Abweichung Beleg 196) und im Blattstiel.

Das Hadromparenchym zeigt ein Maximum im ersten Stengelinternodium, das gegen Wurzel- und Stengelspitze abnimmt.

Ähnlich, aber unregelmäßiger verhält sich das Mark.

Im allgemeinen verhalten sich *Helleborus* und *Urtica* ziemlich gleich; die maximalen Werte liegen bei beiden in der Regel in der untern Stengelhälfte.

c. *Fagus silvatica* (Tab. 12). Die Messungen erfolgten an einem Baum mit ca. 5 m hohem Stamm in ziemlich gleichen Abständen von der Wurzelspitze (1) bis zum obersten Zweig (14).

An den beinahe kugeligen Zellen der Rinde ist das erste Abheben des Plasmas schwer sichtbar; erst dann, wenn es ganz

deutlich hervortrat, wurde Plasmolyse angenommen. Die Werte, die aus dem angeführten Grunde etwas zu hoch sein dürften, zeigen ein Minimum an der Wurzelspitze, stiegen bis in die Krone und nahmen gegen die Zweigspitzen wieder ab.

Ein ähnliches, aber sehr unregelmäßiges Verhalten zeigt das Leptoparenchym.

Kambium und Geleitzellen zeichnen sich durch geringe Schwankungen aus.

Das Holzparenchym und die Holzmarkstrahlen wurden in den jüngern Jahresringen gemessen und zeigten ein Maximum im Stamm. Das Maximum, besonders der Holzmarkstrahlzellen wird aber oft in die Zweige verlegt (Belege 217, 240, 253, 262).

Bei der Buche ist im allgemeinen der osmotische Wert in den Wurzeln am kleinsten, steigt gegen die Krone hin und fällt wieder in den peripheren Zweigen.

Tabelle 13. 14. VI. 13.

*Sedum acre.*

	Epi- dermis	Blatt- paren- chym	Rinde		Geleit- zellen	Kam- bium	Ha- drom- paren- chym	Mark- zellen
			außen	innen				
Wurzel (Mitte)	0.297		0.306	0.306	—	—	—	—
	Spitze							
Stengel (Basis)	0.317		0.24	0.255	0.482	0.437	0.447	0.30
(oben)	0.264		0.255	0.285	0.46	0.482	0.404	0.32
Blatt	0.34	0.336	—	—	—	—	—	—
Mittelwert	0.306	0.336	0.267	0.282	0.471	0.46	0.426	0.31
Größter Unter- schied in Mol	0.076	—	0.066	0.051	0.022	0.045	0.043	0.02

d. *Sedum acre* (Tab. 13). Die Stengel wurden im untern blattlosen Teil und in der Blattregion gemessen; für die Blätter und die kurzen Wurzeln genügte je eine Meßstelle.

Die Epidermis besitzt bei diesem Exemplar in den Blättern und untern Stengelteilen die höchsten Werte; umgekehrt verhält sich die Rinde.

Kambium und Mark haben in den untern Stengelpartien einen kleinern Wert als in den obern (Beleg 275 umgekehrt); das gegenteilige Verhalten zeigten Hadroparenchym und Geleitzellen.

Tabelle 14 enthält die Mittel (m) und die größten Differenzen (d) in Mol  $\text{KNO}_3$  nach Tab. 10—13.

### 3. Blätter in verschiedener Höhe.

a. *Fagus*blätter (Tab. 15). Die Blätter stammen alle von demselben im Bestande stehenden Baum<sup>1)</sup>, welcher der direkten Be-

<sup>1)</sup> Anderes Exemplar als in Tab. 12.

strahlung entzogen war, aus den Höhen 1, 2 $\frac{1}{2}$ , 4 und 5 $\frac{1}{2}$  m über dem Boden. Die Spreiten hatten etwa dieselbe Größe und waren ungefähr gleich gebaut. Wie aus Tab. 15 und den Belegen 231, 232, 247 zu entnehmen ist, besteht zwischen dem osmotischen Wert in den verschiedenen Höhen absolut kein Zusammenhang.

Tabelle 14.  
Zusammenstellung der Tabellen 10—13.

	Epidermis		Rinde				Leptom- parenchym		Geleitzellen		Siebröhren	
	m	d	m	d	m	d	m	d	m	d	m	d
<i>Helleborus foetidus</i>	0,554	0,335	0,54	0,177	0,565	0,178	—	—	0,554	0,076	0,553	0,046
<i>Urtica dioeca</i>	0,45	0,193	0,498	0,16	0,48	0,206	0,554	0,238	0,627	0,157	0,697	0,09
<i>Fagus silvatica</i>	—	—	0,659	0,3	0,663	0,225	0,519	0,113	0,811	0,075	—	—
<i>Sedum acre</i>	0,306	0,076	0,267	0,066	0,282	0,051	—	—	0,471	0,022	—	—

	Kambium		Hadrom- parenchym		Mark		Markstrahlzellen			
	m	d	m	d	m	d	Rinde		Holz	
	m	d	m	d	m	d	m	d	m	d
<i>Helleborus foetidus</i>	0,529	0,036	0,562	0,101	0,555	0,045	—	—	—	—
<i>Urtica dioeca</i>	0,53	0,154	0,582	0,193	0,405	0,10	—	—	—	—
<i>Fagus silvatica</i>	0,606	0,1	0,909	0,175	—	—	0,829	0,1	0,80	0,1
<i>Sedum acre</i>	0,46	0,045	0,426	0,043	0,31	0,02	—	—	—	—

Zu diesem Ergebnis gelangte auch Ewart (1906), nachdem er vorher ein anderes Resultat gefunden zu haben glaubte.

Da alte Blätter an und für sich schon höhere Werte zeigen

Tabelle 15.

Blätter von *Fagus* in verschiedener Höhe über dem Boden. 9. V. 13.

Höhe über dem Boden	1 m	2 $\frac{1}{2}$ m	4 m	5 $\frac{1}{2}$ m
Epidermis, Unterseite	0,394	0,431	0,41	0,41
„ Oberseite	0,408	0,424	0,44	0,424
Schwammparenchym	0,601	0,62	0,631	0,639
Palisadenparenchym	0,975	0,975	0,956	0,975
Nervenparenchym, Mittelnerv	0,42	0,40	0,42	0,44
Nervenparenchym, Seitenerv	0,44	0,44	0,42	0,44

können als junge (Tab. 17), muß bei derartigen Untersuchungen hierauf gebührend Rücksicht genommen werden.

b. *Urtica*, Spreiten und Stiele (Tab. 16 und 17). Die Blattstiele und Spreiten von *Urtica* sind an den untersten Knoten

am ältesten und größten, an den obersten am jüngsten und kleinsten. Zwischen beiden Extremen findet ein allmählicher Übergang statt.

Die Blattspreiten wurden alle in der Mitte zwischen Basis und Spitze unmittelbar neben dem Mittelnerven gemessen, die Stiele in der Mitte von Basis und Spitze auf der Unterseite.

Tabelle 16.

Blattstiele in verschiedener Höhe vom Boden bei *Urtica dioeca*.  
7. VI. 13.

Nummer des Knotens	1. Knot. (Basis)	2	3	4	5	6	7	8	Spitze
Epidermis	0,44	0,424	0,424	0,408	0,424	0,408	0,387	0,367	0,367
Außenrinde	0,44	0,44	0,40	0,42	0,42	0,42	0,38	0,36	0,38
Innenrinde	0,48	0,44	0,44	0,46	0,44	0,42	0,42	0,10	0,40
Lept.-Parench.	0,434	0,452	0,434	0,413	0,413	0,413	0,392	0,413	0,392
Geleitzellen	0,434	0,413	0,434	0,413	0,413	0,413	0,392	0,413	0,413
Kambium	0,424	0,44	0,424	0,408	0,424	0,424	0,408	0,408	0,408
Hadr.-Parench.	0,517	0,495	0,517	0,495	0,472	0,517	0,517	0,54	0,517
Mittelwert	0,453	0,443	0,439	0,431	0,429	0,424	0,414	0,414	0,411

Im Blattstiel findet bei fast allen Geweben von unten nach oben ein allmählicher Übergang statt vom größten zum kleinsten Wert. Einzig das Hadroparenchym verhält sich abweichend und ziemlich unregelmäßig.

Tabelle 17.

Blattspreiten in verschiedener Höhe vom Boden  
bei *Urtica dioeca*. 11. VI. 13.

Nummer des Knotens	1 unten	2	3	4	5	6	7	8	9 Spitze
Epidermis									
Mittelnerv unt.	0,45	0,469	0,45	0,431	0,41	0,41	0,394	0,41	0,394
Unterseite	0,431	0,41	0,41	0,394	0,41	0,394	0,394	0,375	0,375
Oberseite	0,469	0,45	0,45	0,41	0,439	0,439	0,41	0,41	0,394
Schwammpar.	0,62	0,62	0,64	0,64	0,62	0,60	0,58	0,60	0,60
Palisadenpar.	0,937	0,937	0,937	0,956	0,975	0,956	0,956	0,956	0,919
Mittelwert	0,581	0,577	0,577	0,566	0,571	0,560	0,547	0,550	0,536

In der Spreite zeigen die Epidermen ein deutliches Fallen von unten nach oben. Das Schwammparenchym steigt gegen die Mitte zu an, fällt dann und bleibt in dem obersten Drittel annähernd gleich. Im Palisadenparenchym findet gegen die Mitte zu ebenfalls eine Steigerung statt; in den obern Blättern nimmt der osmotische Wert ab und erreicht in der jüngsten Spreite das Minimum.



Dieses allgemeine Verhalten: höherer Wert unten, niedriger oben, dürfte auf das verschiedene Alter der betr. Organe zurückzuführen sein.

#### 4. Zusammenfassung.

a. Der osmotische Wert in nicht zu weit von einander entfernten Zellen derselben Schicht eines bestimmten Gewebes ist annähernd gleich groß.

b. Eng benachbarte Zellen desselben Gewebes können wesentlich differieren, sobald sie verschiedenen Schichten angehören.

c. In ungleicher Distanz vom Boden zeigt der osmotische Wert in demselben Gewebe bedeutende Unterschiede.

d. Bei der Buche ist der osmotische Wert in den Geweben gleichalter Blätter unter ähnlichen Bedingungen in verschiedenen Höhen des Stammes annähernd derselbe.

e. Ältere Blätter zeigen bei meinem untersuchten Material gewöhnlich höhere Werte als jüngere; wohl deshalb nimmt bei *Urtica* der Wert derselben Blattgewebe von der Bodenoberfläche zur Spitze der Pflanze allmählich ab.

## II. Kapitel:

### Der osmotische Wert in verschiedenen Geweben derselben Pflanze.

Über die Verteilung des osmotischen Wertes in den verschiedenen Geweben phanerogamer Pflanzen liegen bis jetzt noch keine vergleichenden Untersuchungen vor.

Ganz allgemein wird angenommen „daß in gewöhnlichen Pflanzenzellen ein osmotischer Druck von 5—10 Atm. besteht.“ (Jost, 1913, p. 557.) Zellen, die besondere Leistungen ausführen, wie etwa die Blattgelenkzellen von *Phaseolus* oder die Knotenzellen der Gräser entwickeln weit höhere Werte. In ersteren gibt Hilburg (1881, p. 24 ff.) 20 Atm. an, in letzteren Pfeffer (1893, p. 339) über 40 Atm. Daß in den Markstrahlen von *Pinus silvestris* und *Populus nigra* Drucke von 18—24 Atm. vorkommen, erfahren wir durch Wieler (1887, p. 78—83); ähnliche Werte fand Kny (1909, p. 376—391) in demselben Gewebe bei *Salix*-arten und bei *Aesculus Hippocastanum*. Fitting (1911, p. 222) gibt an, daß in den Blättern der von ihm untersuchten Wüstenpflanzen im Mesophyll oft bedeutend höhere Drucke vorkommen als in der Epidermis. Hannig (1912, p. 198 ff.) wies bei vielen Pflanzen im Rindenparenchym der Wurzel kleinere Werte nach als in der untern Blattepidermis.

Im Folgenden sollen nun für die von mir untersuchten Pflanzen die osmotischen Werte der verschiedenen Gewebe verglichen werden (siehe Tab. 18—36). Für jedes Gewebe sind stets mehrere Untersuchungen angegeben, die zu verschiedenen Jahreszeiten, unter möglichst normalen Verhältnissen ausgeführt wurden. Da nach Kapitel I in demselben Gewebe die Werte in verschiedener

Distanz von der Bodenoberfläche differieren, so wählte ich zu diesen vergleichenden Untersuchungen jene Stelle, welche nach unsern frühern Erfahrungen Mittelwerte gibt.

1. *Helleborus foetidus* (Tab. 18—23). Die Messungen für die Blattspreite stammen von einer Stelle, die in der Mitte zwischen Basis und Spitze unmittelbar neben dem Mittelnerv gelegen ist.

Tabelle 18.  
Blattspreite von *Helleborus foetidus*.

Datum der Untersuchung	Epidermis			Schwamm- parenchym	Palisaden- parenchym
	Mittel- nerv Unterseite	Unter- seite	Oberseite		
29. I. 13	0,50	0,437	0,50	0,675	0,977
26. III. 13	0,50	0,455	0,52	0,656	0,91
26. V. 13	0,40	0,332	0,42	0,544	0,84
7. VI. 13	0,36	0,332	0,36	0,544	0,769
17. VIII. 13	0,52	0,42	0,48	0,525	0,875
23. X. 13	0,42	0,385	0,40	0,508	0,857
Mittelwert	0,45	0,394	0,447	0,575	0,871

Beim Blattstiel schnitt ich ebenfalls in der Mitte; seine Rindenzellen wurden auf der Stielunterseite gemessen (Stieloberseite siehe Belege 88, 128, 135, 157). Bei den großen Differenzen an verschiedenen Stellen des Stengels erwies es sich als zweckmäßig,

Tabelle 19.  
Blattstiel von *Helleborus foetidus*.

Datum der Untersuchung	Epi- dermis <sup>1)</sup>	Rinde <sup>1)</sup>		Geleit- zellen	Kambium	Hadrom- parench.
		außen	innen			
7. I. 13	0,525	0,56	0,56	0,525	0,525	0,516
26. III. 13	0,506	0,52	0,54	0,569	0,591	0,56
16. IV. 13	0,431	0,50	0,52	0,569	0,547	0,538
11. VI. 13	0,375	0,46	0,48	0,562	0,585	0,585
31. VII. 13	0,394	0,46	0,52	0,613	0,591	0,489
23. X. 13	0,431	0,48	0,54	0,652	0,489	0,538
Mittelwert	0,444	0,497	0,527	0,582	0,555	0,538

<sup>1)</sup> Unterseite.

zwei Bestimmungen auszuführen, die eine über der Blattregion (Stengel oben), die zweite unmittelbar über dem Boden (Stengel unten). Für die Wurzeln genügte eine Messung an der Spitze und ca. 4 cm hinter derselben.

In der Blattspreite (Tab. 18) steigt der osmotische Wert von der Epidermis durch das Schwammparenchym bis zu den Pali-

saden, wo er stets ein deutliches Maximum erreicht. Setzt man die Palisaden<sup>1)</sup> = 100, so sind:

Epidermis Mittelnervunterseite	= 54
„ Unterseite	= 46
„ Oberseite	= 52
Schwammparenchym	= 66
Palisadenparenchym	= 100

das Minimum findet sich also stets in der Epidermis und kann um. Die Hälfte und mehr kleiner sein als das Maximum der Palisaden

Tabelle 20.  
Stengel (oben) von *Helleborus foetidus*.

Datum der Untersuchg.	Epi- dermis	Rinde		Geleit- zellen	Kam- bium	Hadrom- parench.	Mark- zellen
		außen	innen				
13. I. 13	0,431	0,435	0,435	0,472	0,447	0,466	0,495
11. III. 13	0,487	0,471	0,495	0,562	0,551	0,552	0,585
23. VI. 13	0,425	0,54	0,517	0,585	0,562	0,607	0,489
9. VII. 13	0,431	0,417	0,435	0,562	0,562	0,495	0,45
19. IX. 13	0,607	0,585	0,63	0,607	0,607	0,63	0,595
17. IX. 13	0,517	0,54	0,562	0,63	0,585	0,607	0,495
Mittelwert	0,483	0,498	0,512	0,570	0,552	0,560	0,518

Bemerkenswert ist auch, daß die Epidermen der Oberseite (starke Kutikula) und der Mittelnervunterseite (starke Kutikula) fast den gleichen Wert zeigen, welcher trotz der stark kutinisierten Außenwände höher ist, als in der schwachkutinisierten untern Epidermis.

Tabelle 21.  
Stengel (unten) von *Helleborus foetidus*.

Datum der Untersuchg.	Epi- dermis	Rinde		Geleit- zellen	Kam- bium	Hadrom- parench.	Mark- zellen
		außen	innen				
5. I. 13	0,525	0,527	0,509	0,517	0,51	0,531	0,517
11. III. 13	0,626	0,607	0,63	0,577	0,577	0,595	0,552
23. VI. 13	0,45	0,585	0,562	0,562	0,585	0,607	0,51
9. VII. 13	0,45	0,45	0,472	0,54	0,54	0,562	0,45
19. IX. 13	0,585	0,698	0,698	0,652	0,652	0,675	0,62
17. XI. 13	0,495	0,585	0,562	0,54	0,517	0,54	0,495
Mittelwert	0,522	0,575	0,572	0,565	0,564	0,585	0,524

Der Blattstiel (Tab. 19) zeigt den höchsten Mittelwert in den Geleitzellen; von da sinkt er gegen das Hadromparenchym und gegen die Epidermis. Im Einzelnen kommen trotz aller Sorg-

<sup>1)</sup> Aus dem Mittelwert berechnet.

falt bei der Auswahl der verwendeten Objekte immer kleinere Differenzen vor, die jedoch das Verhältnis nur wenig ändern. So steigt z. B. der Wert der Epidermiszellen in den Wintermonaten und kann die angrenzende Rinde sogar überholen (siehe Belege 124, 144).

Tabelle 22.  
Wurzel von *Helleborus foetidus*.

Datum der Untersuchung	Spitze	4 cm hinter der Spitze				
	Epidermis	Außenrinde	Innenrinde	Geleitzellen	Kambium	Hadromparench.
7. I. 13	0,543	0,634	0,613	0,562	0,54	0,54
11. III. 13	0,56	0,469	0,431	0,63	0,585	0,607
23. VI. 13	0,508	0,404	0,552	0,562	0,54	0,585
9. VII. 13	0,508	0,41	0,447	0,585	0,516	0,538
19. IX. 13	0,56	0,577	0,636	0,63	0,63	0,63
17. XI. 13	0,577	0,60	0,60	0,585	0,562	0,607
Mittelwert	0,543	0,516	0,547	0,592	0,562	0,585

Ganz ähnlich wie im Blattstiel sind die Werte in der obern Stengelpartie (vergl. auch Belege 39, 57, 109, 121, 126) verteilt. Von den Geleitzellen nehmen sie nach innen und nach außen ab. Oft (Belege 76, 144, 153) aber liegt das Maximum in den Rindenzellen und im Hadromparenchym.

Tabelle 23.  
Zusammenstellung der Tabellen 18—23.

Organe	Epidermis	Schwamm parench.	Palisaden parench.	Außenrinde	Innenrinde	Geleitzellen	Kambium	Junge Siebröh.	Hadromparench.	Markzellen
Blattspreite	0,430 <sup>1)</sup>	0,575	0,871	—	—	—	—	—	—	—
Blattstiel	0,444	—	—	0,497	0,527	0,582	0,555	—	0,538	—
Stengel, oben	0,483	—	—	0,498	0,512	0,570	0,552	—	0,560	0,518
Stengel, unten	0,522	—	—	0,575	0,572	0,565	0,564	—	0,585	0,524
Wurzel	0,543	—	—	0,516	0,547	0,592	0,562	0,63	0,585	—
Mittelwert	0,484	0,575	0,871	0,522	0,539	0,577	0,558	0,630	0,567	0,521

<sup>1)</sup> Mittel aus Mittelnerv, Unter- und Oberseite.

Im untern Stengelteil (Tab. 21 und Belege 39, 76, 109, 121, 126, 142, 144, 153) ändert sich das Verhältnis, indem die Rindenzellen höhere Werte besitzen, als die Geleitzellen. Im Durchschnitt findet sich das Maximum im Hadromparenchym, das Minimum im Mark und in der Epidermis.

In den Wurzeln (Tab. 22 und Belege 39, 42, 73, 109, 116, 121, 126) liegt das Maximum wieder in den Geleitzellen (Abweichungen Belege 20, 46, 57, 142, 144, 153); gegen Rinde und



Kambium erfolgt ein Sinken, gegen das Hadromparenchym ein erneutes Ansteigen.

Überblicken wir die ganze Pflanze (Tab. 23), so finden sich weitaus die höchsten Werte in den Palisaden, die niedersten in der Blattepidermis.

Tabelle 24.  
Blattspreite von *Urtica dioeca*.

Datum der Untersuchung	Epidermis			Schwamm- parenchym	Palisaden- parenchym
	Mittel- nerv	Unter- seite	Oberseite		
8. IV. 13	0,410	0,471	0,487	0,61	1,031
16. VI. 16	0,469	0,506	0,469	0,58	0,956
20. VIII. 13	0,469	0,453	0,487	0,66	1,013
23. X. 13	0,525	0,562	0,581	0,66	1,058
Mittelwert	0,468	0,498	0,506	0,635	1,015

2. *Urtica dioeca* (Tab. 24–28). Die Schnitte wurden folgenden Stellen entnommen:

Spreite: in der Mitte zwischen Spitze und Basis, neben dem Mittelnerv.

Stiel: in der Mitte.

Stengel: drittes oder viertes Internodium, welchen Partien auch die Blätter entstammen.

Wurzel: Mitte zwischen Basis und Spitze.

Tabelle 25.  
Blattstiel von *Urtica dioeca*.

Datum der Untersuchg.	Epi- dermis	Rinde		Geleit- zellen	Leptom- parench.	Kam- bium	Hadrom- parench.
		außen	innen				
8. IV. 13	0,465	0,50	0,44	—	0,516	0,585	0,54
6. VI. 13	0,40	0,346	0,341	0,443	0,41	0,45	0,594?
3. VII. 13	0,325	0,34	0,38	0,503	0,434	0,367	0,503
15. IX. 13	0,424	0,42	0,46	0,547	0,495	—	0,607
23. X. 13	0,50	0,474	0,471	0,742	0,490	0,54	0,624
Mittelwert	0,423	0,416	0,418	0,559	0,469	0,485	0,574

Im Blatt liegt das Maximum in den Palisaden, dann folgen Schwammparenchym, obere und untere Epidermis und untere Mittelnervepidermis. Setzt man die Palisaden = 100, so folgt:

Epidermis	Mittelnerv unten	46
„	Unterseite	49
„	Oberseite	50
Schwammparenchym		62,5
Palisadenparenchym		100

Im Blattstiel (Tab. 25 und Belege 176, 192, 195, 196, 212) fallen die niedrigen Werte der peripheren Gewebe (Epidermis und Rindenzellen) auf im Vergleich mit dem Gefäßbündel. Das Maximum findet sich im Hadromparenchym.

Tabelle 26.  
Stengel von *Urtica dioeca*.

Datum der Untersuchung	Epidermis	Rinde		Leptom- parench.	Geleitzellen	Kambium	Hadrom- parench.	Markzellen
		außen	innen					
8. IV. 13	0,472	0,525	0,525	0,562	0,63	0,562	0,562	0,48
6. VI. 13	0,436	0,378	0,501	0,405	0,506	0,54	0,518	0,40
3. VII. 13	0,405	0,45	0,487	0,54	0,54	0,54	0,607	0,40
15. IX. 13	0,603	0,569	0,613	0,652	0,72	0,675	0,690	—
25. XI. 13	0,50	0,598	0,631	0,602	0,728	0,582	0,693	0,603
Mittelwert	0,483	0,504	0,551	0,552	0,625	0,580	0,614	0,471

Tabelle 27.  
Wurzel von *Urtica dioeca*.

Datum der Untersuchung	Rinde		Leptom- parench.	Geleitzellen	Kambium	Hadrom- parench.
	außen	innen				
8. IV. 13	0,502	0,544	0,482	0,63	0,597	0,585
6. VI. 13	0,45	0,469	0,503	0,577	0,522	0,495
3. VII. 13	0,40	0,42	0,504	0,540	0,54	0,517
15. IX. 13	0,581	0,60	0,652	0,63	0,63	0,675
25. XI. 13	0,548	0,548	0,525	0,604	0,607	0,63
Mittelwert	0,496	0,516	0,533	0,596	0,579	0,580

Tabelle 28.  
Zusammenfassung der Tabellen 24—27.

	Epidermis	Schwamm- parench.	Palisaden- parench.	Außen- rinde	Innen- rinde	Leptom- parench.	Geleitzellen	Kambium	Hadrom- parench.	Markzellen
Blattspreite	0,491 <sup>1)</sup>	0,635	1,015	—	—	—	—	—	—	—
Blattstiel	0,423	—	—	0,416	0,418	0,469	0,557	0,485	0,574	—
Stengel	0,483	—	—	0,504	0,551	0,552	0,625	0,580	0,614	0,471
Wurzel	0,496 <sup>2)</sup>	—	—	0,496	0,516	0,533	0,596	0,579	0,580	—
Mittelwert	0,473	0,635	1,015	0,472	0,495	0,518	0,556	0,548	0,59	0,471

<sup>1)</sup> Mittelwert aus Epidermismittelnerv unten, Unterseite, Oberseite.

<sup>2)</sup> Wurzelmitte.

Im Stengel (Tab. 26 und Belege 163, 176, 191, 192, 196, 202, 205, 210, 212) liegt das Maximum in den Geleitzellen, wie bei *Helleborus*. In gleicher Weise sinken auch die Werte nach außen

und innen mit Ausnahme des Hadromparenchyms, das einen relativ hohen Wert besitzt.

Die verschiedenen Gewebe der Wurzel (Tab. 27, Belege 163, 164, 176, 192, 196, 205, 209, 210, 211) verhalten sich wie die des Stengels.

Überblicken wir die ganze Pflanze (Tab. 28), so finden wir auch hier das Maximum in den Palisaden, die Minima im Mark

Tabelle 29.  
Blattspreite von *Fagus sylvatica*.

Datum der Untersuchung	Epidermis		Schwamm- parenchym	Palisaden- parenchym
	Oberseite	Unterseite		
9. V. 13	0.424	0.41	0.62	0.975
5. VII. 13	0.367	0.337	0.522	0.937
30. VIII. 13	0.325	0.356	0.639	1.013
28. X. 13	0.387	0.356	0.502	1.142
Mittelwert	0.376	0.365	0.571	1.017

und den peripheren Geweben (äußere Rinde und Epidermis). In Stiel, Stengel und Wurzel fallen die Werte von den Geleitzellen und dem Hadromparenchym nach außen und innen ab. Besonders hervorzuheben ist noch der oft höhere Wert der Wurzelrinde im Vergleich zur Blattepidermis.

Tabelle 30.  
Zweig (ca.  $\frac{1}{2}$  cm dick) von *Fagus sylvatica*.

Datum der Untersuchung	Primär. Rinde		Leptom- parench.	Geleitzellen	Kambium	Holz- parench.	Markstrahlen	
	außen	innen					Rinde	Holz
20. I. 14	0,675	0,70	0,517	0,625	0,60	1,225	0,80	1,15
24. III. 14	0,675	0,65	0,625	0,70	0,65	1,175	0,825	1,025
9. V. 13	0,65	0,65	0,63	0,775	0,675	0,825	0,775	0,80
5. VII. 13	0,70	0,70	0,562	0,85	—	0,925	0,80	0,80
30. VIII. 13	0,65	0,70	0,562	0,675	0,625	0,925	0,875	0,925
28. XI. 13	0,65	0,625	0,54	0,70	0,65	0,975	0,775	1,025
Mittelwert	0,667	0,671	0,573	0,721	0,64	1,008	0,808	0,954

3. *Fagus sylvatica* (Tab. 29—33). Für diese Untersuchungen diene immer dasselbe ca. 5 m hohe Exemplar, welches durch die überschattenden Bäume der Umgebung vor der direkten Wirkung von Sonne und Wind geschützt war. Die Organe wurden an folgenden Stellen gemessen:

Spreite: in der Mitte zwischen Basis und Spitze, neben dem Mittelnerv (stammt von der Spitze des Baumes).

Zweig: ca. 1 m unter der Baumspitze an der Untersuchungsstelle ca.  $\frac{1}{2}$  cm dick, mit sekundärer Rinde und sekundärem Holz.

Stamm:  $1\frac{1}{2}$  cm über dem Boden, junge Partien aus sez. Rinde und Holz.

Wurzel: 15–20 cm von der Wurzelspitze entfernt (1 mm dick).

Tabelle 31.

Stamm (30–35 cm dick) von *Fagus sylvatica*.

Datum der Untersuchung	I. Rinde		Leptom-parench.	Geleitzellen	Kambium	Holz-parench.	Markstrahlen	
	außen	innen					Rinde	Holz
20. I. 14	0,65	0,675	0,495	0,725	0,65	1,10	1,10	1,125
24. III. 14	0,65	0,65	0,585	0,70	0,65	1,075	1,075	0,875
9. V. 13	0,70	0,725	0,652	0,80	0,675	0,85	0,675	0,725
5. VII. 13	0,75	0,725	0,517	0,80	0,60	0,95	0,825	0,775
30. VIII. 13	0,75	0,75	0,517	0,675	0,625	0,875	0,925	1,00
28. XI. 13	0,675	0,65	0,607	0,775	0,625	0,925	0,975	1,025
Mittelwert	0,696	0,696	0,562	0,746	0,638	0,963	0,929	0,921

In der Blattspreite (Tab. 29) ist das Verhältnis, die Palisaden = 100 gesetzt wie folgt:

Epidermis Unterseite	36
„ Oberseite	37
Schwammparenchym	56
Palisaden	100

Tabelle 32.

Wurzel von *Fagus sylvatica*.

Datum der Untersuchung	Rinde		Leptom-parench.	Geleitzellen	Kambium	Holz-parench.
	außen	innen				
20. I. 14	0,725	0,70	0,527	0,70	0,60	1,275
24. III. 14	0,65	0,675	0,70	0,675	0,65	0,952
9. V. 13	0,675	0,725	0,562	0,70	0,625	0,80
5. VII. 13	0,60	0,575	0,472	—	0,625	0,875
30. VIII. 13	0,625	0,725	0,63	0,725	0,625	0,875
28. XI. 13	0,625	0,625	0,607	0,70	0,625	1,125
Mittelwert	0,650	0,671	0,583	0,70	0,625	0,979

In Zweig und Stamm (Tabellen 30 und 31 und Belege 214, 217, 222, 233, 234, 240, 246, 250, 252, 253, 254, 255, 256, 263, 265) liegen die Maxima im Holzparenchym und in den Markstrahlen (weitere Details Kapitel V). In der sekundären Rinde zeichnen sich die Geleitzellen durch hohe Werte aus, während das Kam-



bium und besonders das Leptoparenchym viel niedrigere Zahlen zeigen; in der primären Rinde nehmen sie wieder zu.

Die Wurzel (Tab. 32) zeigt ähnliche Verhältnisse wie der Stamm.

Ein Vergleich zwischen den verschiedenen Geweben der ganzen Pflanze (Tab. 33) gibt hier ein anderes Resultat als bei

Tabelle 33.  
Zusammenstellung der Mittelwerte.

	Epidermis	Schwamm parench.	Palisaden parench.	Außenrinde	Innenrinde	Leptom parench.	Geleitzellen	Kambium	Holzparenchym	Markstrahlenzellen der Rinde	Markstrahlenzellen des Holzes
Blattspreite	0,371 <sup>1)</sup>	0,571	1,017	—	—	—	—	—	—	—	—
Zweig	—	—	—	0,667	0,671	0,573	0,721	0,64	1,008	0,808	0,954
Stamm	—	—	—	0,696	0,696	0,562	0,746	0,638	0,963	0,929	0,921
Wurzel	—	—	—	0,65	0,671	0,583	0,70	0,625	0,979	—	—
Mittelwert	0,371	0,571	1,017	0,671	0,679	0,573	0,722	0,634	0,983	0,869	0,938

<sup>1)</sup> Mittel aus Unter- und Oberseite.

*Urtica* und *Helleborus*. Die hohen Werte der Palisaden werden von den Markstrahlen und vom Holzparenchym beinahe erreicht. Wir finden sehr oft nicht nur in den Zweigen, sondern selbst in der Wurzel höhere Zahlen (vergl. Belege 214 und 215 u. a.) als in den Blättern. Das Minimum liegt in der Blattepidermis, dann folgen Schwammparenchym, Leptoparenchym, Kambium, primäre Rinde, Geleitzellen.

4. *Sedum acre* (Tab. 34). Es wurden gemessen:

Blatt: Epidermis auf der obern Seite und das anliegende Mesophyll.

Stengel: beim Übergang vom blattlosen zum blattragenden Teil.

Wurzel: ca. 1 cm hinter der Spitze.

Tabelle 34.  
*Sedum acre*.

Datum der Untersuchung	Blatt		Stengel						Wurzel	
	Epidermis	Mesophyll	Epidermis	Außenrinde	Innenrinde	Geleitzellen	Kambium	Hadromparench.	Epidermis	Parenchym
18. IV. 13	0,25	0,319	0,25	0,34	0,40	0,472	0,46	0,613	0,50	0,52
28. V. 13	0,205	0,243	0,25	0,330	0,34	0,562	0,405	0,437	0,44	0,48
14. VI. 13	0,367	0,36	0,264	0,32	0,34	0,517	0,405	0,517	0,38	0,38
14. VII. 13	0,297	0,325	0,328	0,38	0,40	0,482	0,395	0,482	0,42	0,44
19. IX. 13	0,297	0,375	0,297	0,34	0,40	0,46	0,395	0,46	0,48	0,50
24. XI. 13	0,288	0,356	0,25	0,38	0,38	0,46	0,405	0,46	0,54	0,52
Mittelwert	0,284	0,330	0,273	0,348	0,377	0,492	0,411	0,495	0,46	0,473

Im Blatt ist der osmotische Wert des Mesophylls höher als derjenige der Epidermis.

Im Stengel nimmt der osmotische Wert der einzelnen Gewebe mit Ausnahme der Geleitzellen von außen nach innen zu.

Tabelle 35.  
*Funaria hygrometrica.*

Datum der Untersuchung	Blattzellen					Blattnervenzellen					Stengel		
	1 Spitze	2	3	4	5 Basis	1 Spitze	2	3	4	5 Basis	Epidermis	Parenchym	Parenchym d. unterird. Stengelteils
12. VII. 13	0,359	0,382	0,435	0,447	0,489	0,45	0,585	—	0,675	—	0,475	0,55	0,425
4. VIII. 13	0,359	0,382	0,435	0,474	0,538	0,585	0,63	0,652	0,64	—	0,575	0,575	0,50
18. IX. 13	0,34	0,359	0,435	0,466	0,531	0,472	0,517	0,562	0,585	0,652	0,55	0,50	0,55
21. III. 14	0,435	0,447	0,466	0,51	0,531	0,405	0,435	0,517	0,54	0,607	0,50	0,475	0,50
Mittelwert	0,373	0,393	0,443	0,474	0,522	0,478	0,542	0,577	0,61	0,63	0,525	0,525	0,494

In der Wurzel zeigen Epidermis und Parenchym der Spitze meist nur kleine Unterschiede.

Die kleinsten Werte finden sich in der Epidermis von Stengel und Blatt, die höchsten im Hadromparenchym und in den Geleitzellen des Stengels.

Tabelle 36.  
Zusammenstellung der Mittelwerte aus Tabellen 18—35.

	Blattspreite				Epidermis Achsenorg. u. Blattstiel	Außen- rinde	Innen- rinde	Leptom- parench.	Geleit- zellen	Kambium	Hadrom- parench.	Mark- zellen	Rinden- markstr.	Holzmark- streifen
	Obere Epid.	Untere Epid.	Schw.- par.	Palis.- par.										
<i>Helleborus</i>	0,447	0,394	0,575	0,871	0,498	0,522	0,539	—	0,577	0,558	0,567	0,521	—	—
<i>Urtica</i>	0,506	0,498	0,635	1,015	0,453	0,472	0,495	0,518	0,556	0,548	0,590	0,471	—	—
<i>Fagus</i>	0,376	0,365	0,571	1,017	—	0,671	0,679	0,573	0,722	0,634	0,983	—	0,869	0,93
<i>Sedum</i>	0,284	—	0,330 <sup>1)</sup>	—	0,273	0,348	0,377	—	0,492	0,411	0,495	—	—	—
<i>Funaria</i>	—	—	—	—	0,525	—	—	—	—	—	—	—	—	—

<sup>1)</sup> Mesophyll.

#### 5. *Funaria hygrometrica* (Tab. 35).

Hier untersuchte ich nach der auf p. 16 angegebenen Weise. Im Stämmchen wurde zwischen Epidermis und Parenchym unterschieden.

Im Blatt nimmt der osmotische Wert sowohl in den Zellen der Spreite als auch in jenen des Nerven, in welchen er größer ist, von oben nach unten zu; im Stengel ist er unten höher als oben, in der Epidermis etwa gleich groß wie im Parenchym.

Tab. 36 gibt die Mittelwerte der Gewebe aller untersuchten Pflanzen. Unter allen untersuchten Pflanzen finden wir die höchsten osmotischen Werte in den Wurzel- und Stengelgeweben bei der Buche, die kleinsten bei *Sedum*, während *Urtica* und *Helleborus* in der Mitte stehen.

Wie aus den betr. Tabellen (23, 28, 33, 34, 35) hervorgeht, ordnen sich die Blattmittel in absteigender Reihe folgendermaßen: *Urtica*, *Helleborus*, *Fagus*, *Funaria*, *Sedum*.

In der folgenden Tabelle 37 sind endlich die Maxima und Minima der osmotischen Werte in den Geweben derselben Pflanze aus je mehreren Belegnummern zusammengestellt. Daraus ist zu ersehen, daß die höchsten osmotischen Werte bei *Helleborus*, *Urtica*, *Fagus* fast durchwegs in den Palisaden liegen, die niedersten in der Epidermis der Blattunterseite; bei *Sedum* finden sich die entsprechenden Werte vielfach im Hadromparenchym der untern Stengelpartie bzw. in der Epidermis der Stengelspitze.

Tabelle 37.

Maxima und Minima der Gewebe in den einzelnen Pflanzen.

	Beispiele	Belege Nr.	Maximum	Minimum
<i>Helleborus</i>	1	22	Palisaden	Epidermis, Blattunterseite
	2	61 u. 62	"	" "
	3	133 u. 134	"	" "
<i>Urtica</i>	1	165 u. 166	"	" Blattmittelnerv
	2	190 u. 192	"	Außenrinde des Blattstiels
	3	207 u. 208	"	Epidermis, Blattunterseite
<i>Fagus</i>	1	215 u. 217	"	" "
	2	235 u. 236	Holzparenchym (Stamm u. Ast)	" "
	3	251 u. 253	Palis.-Parench.	" "
<i>Sedum</i>	1	268	Hadrom parench. (Stengelbasis)	Stengelspitzeepidermis
	2	281	Kambium	Stengel (oben)

## 6. Zusammenfassung.

a. Unter den Blattgeweben haben die Palisaden durchwegs den höchsten, die Epidermiszellen (besonders der Blattunterseite) den niedrigsten osmotischen Wert; er ist in ersteren doppelt so groß oder noch höher als in letzteren. Die Epidermisunterseite zeigt bei *Helleborus* und *Urtica* niedrigeren, bei *Fagus* annähernd gleichen Wert wie die Oberseite.

b. In den Geweben des Blattstiels, des Stengels und der Wurzel zeigen im allgemeinen Geleitzellen und Hadromparenchym die höchsten, die Epidermiszellen die niedrigsten Werte.

Bei *Fagus* geht das Maximum in die Zellen des Holzparenchyms und der Markstrahlen über, das Minimum bleibt in der Epidermis der Blätter.

## III. Kapitel:

### Die täglichen Schwankungen des osmotischen Wertes.

Da es mir darauf ankam, für die Schwankungen des osmotischen Wertes während eines Tages möglichst vergleichbare Werte

zu bekommen, wählte ich für diese Messungen Tage, an denen die Witterung möglichst gleichmäßig war.

Ich untersuchte die Objekte von 3 zu 3 Stunden; jede Messungsserie füllte bei konzentrierter Arbeit diese Zeit gerade aus. Da die einzelnen Organe stets in derselben Reihenfolge (Blatt,

Tabelle 38.

Tägliche Schwankung des osmotischen Wertes bei *Helleborus foetidus*.  
3./4. II. 13.

	5h a <sup>1)</sup>	8h a	11h a	2h p <sup>2)</sup>	5h p	8h p	11h p	2h a	5h a	Maxim. Schwankungen
Blatt.										
Epidermis, Mittelnerv (unten)	0,50	0,52	0,56	0,58	0,52	0,50	0,52	0,50	0,48	0,08
Unterseite	0,367	0,385	0,402	0,42	0,437	0,385	0,402	0,402	0,385	0,07
Oberseite	0,42	0,46	0,50	0,52	0,50	0,46	0,46	0,44	0,42	0,10
Schwammparenchym	0,618	0,618	0,656	0,712	0,694	0,675	0,656	0,637	0,618	0,094
Palisadenparenchym	0,822	0,857	0,892	0,892	0,875	0,857	0,84	0,822	0,84	0,07
Blattstiel.										
Epidermis	0,469	0,487	0,487	0,525	0,506	0,487	0,487	0,45	0,45	0,075
Außenrinde	0,487	0,506	0,525	0,544	0,506	0,506	0,487	0,469	0,469	0,075
Innenrinde	0,506	0,544	0,544	0,581	0,581	0,544	0,525	0,525	0,469	0,112
Geleitzellen	0,562	0,562	0,585	0,607	0,585	0,562	0,54	0,54	0,54	0,067
Kambium	0,569	0,569	0,591	0,613	0,591	0,591	0,569	0,569	0,569	0,044
Hadroparenchym	0,538	0,538	0,56	0,577	0,577	0,56	0,56	0,538	0,538	0,039
Stengel.										
Epidermis	0,506	0,525	0,544	0,581	0,525	0,481	0,481	0,469	0,45	0,131
Außenrinde	0,544	0,568	0,581	0,638	0,565	0,544	0,525	0,525	0,562	0,113
Innenrinde	0,56	0,58	0,58	0,60	0,60	0,56	0,54	0,54	0,52	0,08
Geleitzellen	0,562	0,585	0,562	0,607	0,63	0,607	0,585	0,562	0,585	0,068
Kambium	0,552	0,577	0,577	0,595	0,617	0,577	0,552	0,531	0,552	0,086
Hadroparenchym	0,552	0,555	0,595	0,617	0,636	0,617	0,617	0,595	0,577	0,084
Markzellen	0,517	0,517	0,517	0,562	0,585	0,562	0,54	0,517	0,517	0,068
Wurzel.										
Außenrinde.	0,41	0,41	0,41	0,469	0,45	0,431	0,431	0,41	0,41	0,059
Innenrinde	0,489	0,51	0,51	0,552	0,552	0,552	0,531	0,51	0,489	0,063
Geleitzellen	0,46	0,48	0,48	0,52	0,50	0,48	0,46	0,44	0,46	0,08
Kambium	0,525	0,547	0,567	0,569	0,569	0,547	0,547	0,525	0,525	0,044
Hadroparenchym	0,489	0,51	0,531	0,552	0,552	0,531	0,489	0,489	0,489	0,063
Wurzelspitze										
Wurzelhaar	0,58	0,60	—	0,62	0,66	—	0,64	0,60	—	0,08
Parenchym	0,58	0,60	—	0,60	0,64	—	0,62	—	0,58	0,06
Mittelwert	0,527	0,544	0,555	0,586	0,578	0,549	0,544	0,525	0,521	0,070

<sup>1)</sup> a = Vormittag.

<sup>2)</sup> p = Nachmittag.

Stiel etc.) untersucht wurden, so liegen zwischen den aufeinander folgenden Messungen desselben Gewebes je 3 Stunden.

Um die Ausschläge möglichst deutlich zu gestalten, wählte ich völlig entwickelte, aber relativ junge Blätter und Stengelteile; die Wurzeln maß ich an der Spitze und weiter hinten, wo die verschiedenen Gewebe deutlich differenziert waren.



1. *Helleborus foetidus* (Tab. 38 und Belege 28, 36, 63, 65, 85, 86, 116, 127, 130). Die Schnitte stammen von folgenden Stellen:  
 Blattspreite: Mitte zwischen Basis und Spitze, unmittelbar neben den Mittelnerv;  
 Stiel: Mitte zwischen Basis und Spitze auf der Unterseite;  
 Stengel: Obere Hälfte der Blattregion;  
 Wurzel: Etwa 5 cm hinter der Wurzelspitze.

Tabelle 39.

Tägliche Schwankung des osmotischen Wertes bei *Urtica dioeca*.

9. IX. 13.

	5h a	8h a	11h a	2h p	5h p	8h p	11h p	2h a	5h a	Maxim. Schwan- kungen
Blatt.										
Epidermis, Mittelnerv	0,469	0,469	0,487	0,487	0,487	0,469	0,469	0,469	0,469	0,018
Unterseite	0,45	0,469	0,487	0,487	0,487	0,469	0,45	0,431	0,45	0,055
Oberseite	0,431	0,45	0,487	0,506	0,487	0,487	0,45	0,45	0,431	0,079
Schwammparenchym	0,562	0,581	0,60	0,619	0,60	0,60	0,581	0,581	0,581	0,057
Palisadenparenchym	0,923	0,942	0,976	0,976	0,976	0,994	0,976	0,942	0,942	0,071
Blattstiel.										
Epidermis	0,40	0,42	0,44	0,44	0,46	0,42	0,44	0,42	0,42	0,06
Außenrinde	0,267	0,283	0,317	0,333	0,317	0,317	0,333	0,307	0,283	0,066
Innenrinde	0,317	0,333	0,333	0,35	0,333	0,317	0,317	0,30	0,30	0,05
Leptomparenchym	0,44	0,44	0,46	0,46	0,48	0,46	0,42	0,40	0,40	0,08
Geleitzellen	0,607	0,63	0,675	0,697	0,63	0,63	0,607	0,607	0,585	0,112
Kambium	0,531	0,552	0,577	0,577	0,552	0,552	0,531	0,552(?)	0,531	0,055
Hadromparenchym	0,50	0,531	0,577	0,577	0,552	0,552	0,531	0,51	0,50	0,077
Stengel.										
Epidermis	0,371	0,371	0,392	0,413	0,392	0,392	0,371	0,392	0,371	0,042
Außenrinde	0,35	0,367	0,385	0,402	0,402	0,385	0,367	0,367	0,367	0,052
Innenrinde	0,437	0,46	0,46	0,503	0,482	0,482	0,46	0,437	0,415	0,088
Leptomparenchym	0,45	0,495	0,472(?)	0,517	0,495	0,495	0,495	0,472	0,472	0,067
Geleitzellen	0,63	0,63	0,652	0,675	0,675	0,652	0,652	0,63	0,607	0,068
Kambium	0,489	0,51	0,531	0,531	0,552	0,51	0,51	0,489	0,489	0,063
Hadromparenchym	0,517	0,562	0,585	0,607	0,585	0,54	0,54	0,517	0,54	0,090
Wurzel.										
Außenrinde	0,431	0,431	0,45	0,469	0,469	0,45	0,431	0,431	0,431	0,038
Innenrinde	0,484	0,503	0,503	0,524	0,524	0,503	0,484	0,484	0,503	0,04
Leptomparenchym	0,547	0,569	0,591	0,613	0,591	0,569	0,591	0,569	0,547	0,066
Geleitzellen	0,652	0,652	0,675	0,697	0,697	0,675	0,652	0,652	0,63	0,067
Kambium	0,569	0,569	0,591	0,613	0,591	0,591	0,569	0,547	0,567	0,066
Hadromparenchym	0,585	0,607	0,63	0,63	0,607	0,637	0,607	0,585	0,54	0,097
Wurzelspitze.										
Epidermis	0,58	0,60	0,60	0,64	0,64	0,62	0,62	0,60	0,60	0,06
Parenchym	0,56	0,56	0,60	0,64	0,60	0,60	0,60	0,58	0,56	0,08
Mittelwert	0,502	0,518	0,538	0,555	0,544	0,531	0,521	0,508	0,501	0,065

In der Spreite nimmt (in dem am 4. II. 13. untersuchten Beispiel) der osmotische Wert beider Epidermen von Morgens 5 h bis Mittags 2 h zu, um von da gegen Abend etwas zu sinken. Um 11 h Nachts findet wieder ein kleines Ansteigen statt, das gegen den Morgen zurückgeht, wo das Minimum erreicht wird. Im Schwammparenchym ist der Wechsel sehr regelmäßig: Zunahme

bis nach Mittag, von da Abnahme bis gegen den frühen Morgen. Die Palisaden zeigen ein Steigen vom Morgen bis zum Mittag, dann eine Abnahme bis zum folgenden Morgen.

Die Gewebe des Blattstiels, des Stengels und der Wurzel haben ihr Maximum am Nachmittag, ihr Minimum am Morgen.

Trotzdem die Wurzelspitze nicht immer erhalten werden konnte, läßt sich doch erkennen, daß in ihr die Schwankungen in derselben Weise verlaufen.

Tabelle 40.

Tagesperiode vom Fagusblatt. 5. VII. 13.

	5h a	8h a	11h a	2h p	5h p	8h p	11hp	2h a	5h a	Maxim. Schwan- kungen
Epidermis, Unterseite	0,337	0,356	0,375	0,394	0,394	0,356	0,356	0,337	0,337	0,057
„ Oberseite	0,349	0,349	0,367	0,408	0,408	0,387	0,387	0,367	0,367	0,059
Schwammparenchym	0,489	0,522	0,542	0,563	0,542	0,542	0,522	0,503	0,489	0,074
Palisadenparenchym	0,919	0,937	0,937	0,937	0,956	0,956	0,937	0,919	0,919	0,037
Mittelwert	0,524	0,541	0,555	0,576	0,575	0,560	0,550	0,532	0,528	0,057

Tabelle 41.

Tagesperiode von *Sedum acre*. 25. VIII. 13.

	5h a	8h a	11h a	2h p	5h p	8h p	11hp	2h a	5h p	Maxim. Schwan- kungen
Blatt.										
Epidermis	0,221	0,25	0,264	0,264	0,236	0,236	0,221	0,221	0,221	0,043
Mesophyll	0,336	0,361	0,363	0,387	0,377	0,347	0,347	0,336	0,336	0,051
Stengel.										
Epidermis	0,236	0,25	0,264	0,288	0,264	0,25	0,25	0,236	0,25	0,052
Außenrinde	0,32	0,32	0,34	0,34	0,34	0,32	0,30	0,32	0,32	0,04
Innenrinde	0,32	0,32	0,36	0,38	0,36	0,36	0,34	0,32	0,30	0,08
Kambium	0,45	0,472	0,472	0,495	0,517	0,495	0,472	0,472	0,45	0,067
Geleitzellen	0,482	0,482	0,503	0,525	0,503	0,503	0,482	0,46	0,46	0,065
Hadromparenchym	0,415	0,437	0,46	0,46	0,46	0,437	0,437	0,415	0,415	0,045
Markzellen	0,42	0,44	0,44	0,42	0,44	0,42	0,42	0,40	0,40	0,04
Wurzel.										
Epidermis	0,48	0,48	0,50	0,54	0,52	0,52	0,50	0,46	0,46	0,08
Parenchym	0,30	0,32	0,34	0,34	0,36	0,36	0,32	0,30	0,30	0,06
Mittelwert	0,362	0,376	0,389	0,404	0,398	0,386	0,372	0,358	0,354	0,057

2. *Urtica dioeca* (Tab. 39 und Belege 173, 174). Die Schnitte stammen von folgenden Stellen:

Wurzelspitze: unmittelbar hinter derselben

Verkorkte Wurzelpartie: Apikales Drittel zwischen Basis und Spitze

Stengel: dritt- oder viertjüngstes Internodium

Blätter: in der erwähnten Stengelpartie, Spreite und Stiel wie bei *Helleborus*.

In der Blattspreite ist die Änderung in der Epidermis des Mittelnerven auffallend klein. In den übrigen Geweben steigt der Wert von Morgen bis Nachmittag und sinkt wieder bis zum andern Morgen. Daß in den Palisaden das Maximum erst um 8<sup>h</sup> p. m. eintrat, kann auf Zufall beruhen; vielleicht spielt aber bei dem verschiedenen Verhalten von *Urtica* und *Helleborus* auch der verschiedene Standort mit. *Helleborus* wurde vom frühen Morgen bis in den Nachmittag hinein von der Sonne beschienen, während *Urtica* am Waldrand im Halbschatten stand und erst gegen 5<sup>h</sup> Abends direktes Sonnenlicht erhielt.

Die Schwankungen in Blattstiel, Stengel und Wurzel schließen sich dem allgemeinen Schema an; nur das Hadromparenchym der Wurzel steigt am Abend noch einmal an und zeigt hier sogar das Hauptmaximum.

3. *Fagus*blatt (Tabelle 40 und Belege 218, 223). Bei der Buche sind die täglichen Schwankungen nur für das Blatt ange-

Tabelle 42.

Zusammenstellung der Mittelwerte aus den Tabellen 38—41.

	5h a	8h a	11ha	2h p	5h p	8h p	11hp	2h a	5h a	Maxim. Schwan- kungen
<i>Helleborus foetidus</i>	0,527	0,544	0,555	0,586	0,578	0,549	0,544	0,525	0,521	0,065
<i>Urtica dioeca</i>	0,502	0,518	0,538	0,555	0,544	0,531	0,521	0,508	0,501	0,054
<i>Fagus</i> blatt	0,524	0,541	0,555	0,576	0,575	0,560	0,550	0,532	0,528	0,052
<i>Sedum acre</i>	0,362	0,376	0,389	0,404	0,398	0,386	0,372	0,358	0,354	0,050

geben, da die übrigen Gewebe in dreistündigen Intervallen zu kleine und zu unregelmäßige Änderungen zeigten.

Die Spreite von *Fagus* verhielt sich gleich wie die von *Urtica*; auch der Standort war ähnlich.

4. *Sedum acre* (Tabelle 41). Die Stengelgewebe maß ich in der untern Hälfte der Blattregion, die Wurzeln unmittelbar hinter der Spitze.

Epidermis und Mesophyll des Blattes zeigten die typische tägliche Schwankung; ebenso die Stengel und Wurzelgewebe.

5. Für *Funaria* läßt sich die tägliche Schwankung nicht mit Sicherheit bestimmen (Beleg 289), da die erwähnten Zonen in verschiedenen Blättern ungleich groß sind und da der osmotische Wert zu sehr von äußeren Faktoren abhängig ist.

Tab. 42 erlaubt die Vergleichung der Mittelwerte der ganzen Pflanzen (bei *Fagus* nur Blatt) und der größten Tagesschwankungen. Das Maximum findet sich überall 2<sup>h</sup> Nachmittags, das Minimum um 5<sup>h</sup> Morgens, bei *Helleborus* und *Sedum* ev. schon 2<sup>h</sup> morgens. Die kleinsten Schwankungen hat *Sedum*, die größten *Helleborus*.

## 6. Zusammenfassung.

a. Die Gewebe der untersuchten Pflanzen zeigen gewöhnlich in den Morgenstunden vor Sonnenaufgang das Minimum des osmo-



tischen Wertes; derselbe steigt während des Tages zu einem Maximum an, um während der Nacht wieder zu sinken.

b. Das Maximum fällt für die meisten Gewebe in die ersten Nachmittagsstunden.

c. Das Steigen und Fallen erfolgt in der Regel ziemlich gleichmäßig.

d. Diese tägliche Periodizität findet man während des ganzen Jahres (vergl. Belege 28, 36, 63, 65, 85, 86, 116, 127, 130, 173, 174, 218, 223).

e. Die täglichen Unterschiede bewegen sich durchschnittlich zwischen 0,05 und 0,08 Mol  $\text{KNO}_3$ ; sie können im Maximum bis auf 0,131 (Stengelepidermis von *Helleborus*) und 0,112 Mol  $\text{KNO}_3$  (Leptoparenchym des Blattstiels von *Urtica*) steigen, aber auch ganz gering (0,018 Mol bei der Epidermis des Mittelnerven von *Urtica*) sein.

#### IV. Kapitel:

##### Die jährlichen Schwankungen des osmotischen Wertes.

Um die Veränderung des osmotischen Wertes während eines Jahres zu ermitteln, habe ich für jedes Gewebe die Monatsmittel berechnet. Natürlich sind hierbei die Untersuchungen, die unter abnormen äußern Bedingungen durchgeführt wurden, nicht mitgezählt.

Es ist einleuchtend, daß man für die gleichen Monate verschiedener Jahre, je nach den atmosphärischen Einflüssen etwas abweichende Mittelwerte erhalten wird. So beträgt die Durchschnittszahl aller Gewebe bei *Helleborus* im Januar 1913: 0,541 im Januar 1914: 0,559.

Die in diesem Kapitel angegebenen Messungen wurden ausgeführt von April 1913 bis März 1914.

*Funaria* konnte hier nicht berücksichtigt werden, da ihre osmotischen Werte zu verschieden sind und zu stark auf Wind etc. reagieren (Belege 284—295).

1. *Helleborus foetidus* (Tab. 43). Die für diese Messungen verwendeten Exemplare standen an einem, nach Süden gelegenen Abhang, im Gebüsch eines lichten Buchenwaldes, sodaß die Pflanzen vom Sonnenlicht nur teilweise direkt erreicht werden konnten und besonders im Winter vor der kalten Bise geschützt waren. Die verschiedenen Organe maß ich an folgenden Stellen:

Spreite: Mitte zwischen Basis und Spitze, neben dem Mittelnerv (Mittelnervepidermis auf der Unterseite, in der Mitte zwischen Basis und Spitze),

Stiel: Mitte zwischen Basis und Spitze auf der Unterseite,

Stengel: erstens unmittelbar über der Blattregion und zweitens direkt über dem Boden,

Wurzel: 4—6 cm von der Spitze entfernt.

In der Spreite nimmt der osmotische Wert in der Epidermis des Mittelnerven und der Unterseite vom Winter bis zum März



ab, steigt im April, sinkt von neuem, steigt den Sommer hindurch bis zum September langsam an, um im Oktober wieder zu fallen und die Winterwerte zu erreichen. Auffallend erscheint das plötz-

Tabelle 43.

Schwankung des osmotischen Wertes während eines Jahres bei  
*Helleborus foetidus*.

	Januar 1914	Februar 1914	März 1914	April 1913	Mai 1913	Juni 1913	Juli 1913	August 1913	Septbr. 1913	Oktober 1913	Novbr. 1913	Dezbr. 1913
lattspreite. lern., Mittelnerv (unten)	0,531	0,496	0,433	0,445	0,403	0,407	0,451	0,528	0,56	0,435	0,46	0,547
Unterseite	0,456	0,432	0,391	0,418	0,392	0,408	0,387	0,441	0,457	0,438	0,44	0,414
Oberseite	0,506	0,478	0,483	0,462	0,429	0,443	0,424	0,472	0,48	0,44	0,367	0,403
schwammparench.	0,673	0,696	0,630	0,668	0,653	0,632	0,536	0,563	0,638	0,582	0,473	0,63
sadenparenchym	0,895	0,869	0,892	0,84	0,754	0,767	0,787	0,893	0,945	0,897	0,84	0,886
lattstiel.												
dermis	0,52	0,487	0,454	0,468	0,375	0,376	0,411	0,487	0,562	0,431	0,43	0,506
enrinde	0,48	0,506	0,515	0,515	0,46	0,439	0,365	0,52	0,54	0,48	0,54	0,56
enrinde	0,54	0,525	0,525	0,533	0,48	0,501	0,373	0,48	0,58	0,54	0,58	0,56
eitzellen	0,525	0,567	0,575	0,553	0,562	0,367	0,367	0,675	0,676	0,652	0,58	0,525
abium	0,547	0,541	0,569	0,549	0,585	0,585	0,549	0,607	0,636	0,489	0,558	0,569
romparenchym	0,495	0,531	0,557	0,550	0,585	0,551	0,516	0,585	0,617	0,538	0,555	0,474
tengel (oben).												
dermis	0,45	0,487	0,441	0,42	0,41	0,425	0,407	0,585	0,607	0,562	0,461	0,585
enrinde	0,471	0,471	0,424	0,495	0,495	0,54	0,444	0,585	0,585	0,585	0,505	0,525
enrinde	0,495	0,453	0,474	0,517	0,525	0,517	0,443	0,54	0,63	0,607	0,529	0,544
eitzellen	0,531	0,585	0,540	0,562	0,562	0,585	0,562	0,652	0,607	0,675	0,591	0,577
abium	0,607	0,585	0,541	0,54	0,54	0,562	0,557	0,552	0,607	0,585	0,558	0,538
romparenchym	0,525	0,607	0,548	0,596	0,607	0,607	0,506	0,585	0,63	0,63	0,537	0,577
rkzellen	0,516	0,63	0,54	0,518	0,54	0,489	0,45	0,562	0,595	0,585	0,467	0,489
tengel (unten).												
dermis	0,63	0,63	0,62	0,551	0,54	0,45	0,438	0,585	0,585	0,63	0,506	0,618
enrinde	0,63	0,72	0,602	0,633	0,652	0,585	0,461	0,585	0,698	0,652	0,573	0,652
enrinde	0,652	0,748	0,60	0,641	0,652	0,562	0,461	0,562	0,698	0,652	0,551	0,675
eitzellen	0,517	0,607	0,604	0,574	0,552	0,562	0,546	0,675	0,652	0,695	0,574	0,54
abium	0,63	0,607	0,559	0,562	0,652	0,585	0,546	0,577	0,652	0,607	0,529	0,54
romparenchym	0,54	0,63	0,604	0,641	0,63	0,607	0,529	0,607	0,675	0,63	0,54	0,607
rkzellen	0,516	0,652	0,563	0,54	0,54	0,51	0,473	0,562	0,62	0,63	0,484	0,517
Vurzel.												
enrinde	0,601	0,619	0,481	0,471	0,431	0,404	0,510	0,531	0,616	0,585	0,64	0,548
enrinde	0,625	0,574	0,507	0,520	0,487	0,552	0,504	0,574	0,668	0,63	0,61	0,592
eitzellen	0,54	0,54	0,615	0,563	0,585	0,562	0,596	0,663	0,653	0,687	0,608	0,551
abium	0,562	0,551	0,585	0,556	0,54	0,54	0,506	0,63	0,653	0,63	0,574	0,596
romparenchym	0,572	0,585	0,592	0,587	0,562	0,585	0,498	0,609	0,664	0,687	0,63	0,54
Mittelwert	0,559	0,580	0,549	0,550	0,537	0,523	0,487	0,582	0,626	0,595	0,543	0,563

liche Minimum der Unterseite im Juli. Die obere Epidermis sinkt vom Januar bis Mai um später sehr unregelmäßig zu sein. Das Schwammparenchym erreicht im Juli und November ein Minimum, ein kleines Maximum im September, das Hauptmaximum im Feb-

ruar. Das Palisadenparenchym hat zwei Maxima, eines im Januar, das Hauptmaximum im September und das Minimum im Mai.

Im Blattstiel zeigt die Epidermis im Frühling und Spätherbst zwei kleinste Werte, während im Sommer und Winter die

Tabelle 44.

Schwankung des osmotischen Wertes während eines Jahres  
bei *Urtica dioeca*.

	Januar 1914	Februar 1914	März 1914	April 1913	Mai 1913	Juni 1913	Juli 1913	August 1913	Septbr. 1913	Oktober 1913	Novembr. 1913	Dezembr.
Blattspreite												
Epiderm., Mittelnerv												
(unten)				0,410	0,375	0,470	0,469	0,469	0,467	0,525		
" Unterseite				0,471	0,438	0,470	0,45	0,476	0,469	0,562		
" Oberseite				0,487	0,426	0,458	0,487	0,478	0,545	0,581		
Schwammparench.				0,64	0,62	0,607	0,66	0,67	0,61	0,66		
Palisadenparenchym				1,031	0,956	0,956	1,027	1,020	0,984	1,058		
Blattstiel.												
Epidermis				0,465	0,418	0,40	0,395	0,388	0,424	0,50		
Außenrinde				0,50	0,438	0,346	0,425	0,38	0,42	0,474		
Innenrinde				0,44	0,396	0,341	0,441	0,42	0,46	0,471		
Leptomparenchym				0,516	0,392	0,41	0,498	0,410	0,445	0,49		
Geleitzellen				—	0,436	0,463	0,506	0,588	0,547	0,742		
Kambium				0,585	0,444	0,45	0,45	0,52	0,512	0,613		
Hadromparenchym				0,54	0,539	0,514	0,522	0,555	0,562	0,624		
Stengel.												
Epidermis	0,54	0,562	0,415	0,472	0,448	0,434	0,45	0,448	0,54	0,495	0,501	
Außenrinde	0,656	0,525	0,35	0,525	0,401	0,384	0,427	0,478	0,526	0,58	0,595	
Innenrinde	0,634	0,547	0,367	0,525	0,456	0,455	0,415	0,511	0,569	0,565	0,634	
Leptomparenchym	0,652	0,562	0,435	0,562	0,463	0,426	0,472	0,514	0,586	0,606	0,600	
Geleitzellen	0,675	0,585	0,585	0,63	0,50	0,466	0,584	0,625	0,63	0,714	0,730	
Kambium	0,63	0,562	0,547	0,562	0,538	0,518	0,54	0,562	0,596	0,54	0,577	
Hadromparenchym	0,698	0,63	0,54	0,562	0,584	0,518	0,507	0,581	0,619	0,629	0,701	
Markzellen	—	—	0,40	0,48	0,40	0,393	0,44	0,495	0,57	0,58	0,603	
Wurzel.												
Außenrinde	0,62	0,54	0,475	0,502	0,483	0,410	0,46	0,44	0,581	0,61	0,561	0,58
Innenrinde	0,58	0,56	0,486	0,547	0,518	0,410	0,48	0,50	0,589	0,62	0,561	0,57
Leptomparenchym	0,63	0,585	0,54	0,547	0,519	0,545	0,585	0,562	0,675	0,632	0,589	0,63
Geleitzellen	0,652	0,607	0,607	0,63	0,536	0,573	0,63	0,562	0,72	0,695	0,614	0,68
Kambium	0,562	0,607	0,523	0,507	0,511	0,662	0,63	0,56	0,63	0,585	0,607	0,63
Hadromparenchym	0,585	0,607	0,509	0,585	0,518	0,574	0,607	0,600	0,675	0,613	0,63	0,63
Wurzelspitze.												
Epidermis	0,529	0,525	0,472	0,508	0,54	0,508	0,508	0,525	0,583	0,606	0,591	0,58
Parenchym	0,58	0,508	0,469	0,49	0,52	0,542	0,49	0,508	0,578	0,609	0,588	0,58
Mittelwert	0,615	0,567	0,483	0,546	0,493	0,486	0,520	0,530	0,575	0,608	0,605	—
Wurzelmittelwert	0,592	0,567	0,509	0,54	0,518	0,528	0,549	0,532	0,629	0,621	0,593	0,59

höchsten Werte erreicht werden. Die Rindenzellen besitzen ihre Minima im Juli, ihre Maxima im April und im Herbst. Der osmotische Wert der Parenchymzellen des Gefäßbündels schwankt während des Jahres sehr unregelmäßig, doch ist das Maximum im September deutlich.

Die Gewebe des jungen Stengels zeigen vielfach im Januar

kleine Werte (in dieser Zeit wurden die jungen Blätter und Blüten gebildet), erhalten im Februar ein erstes Maximum, im März und April ein zweites Minimum und das Haupt-Maximum meist im September und Oktober.

In älteren Stengelpartien fallen die Maxima teils in den Februar, teils in den Herbst.

Die Rindenzellen der Wurzel besitzen den ganzen Frühling hindurch kleine Werte, die im Herbst zum Maximum ansteigen. Die Geleitzellen haben im Herbst die höchsten, im Winter die niedersten Werte. Kambium und Hadromparenchym zeigen während des ganzen Jahres nur ein einziges starkes Anschwellen im Herbst.

Die Mittelwerte sämtlicher Gewebe erreichen ihr Hauptmaximum im September, ein kleineres im Februar. Das Minimum fällt auf den Juli. Der relativ geringe Januarwert ist z. T. auf die jungen Gewebe der obern Stengelpartie zurückzuführen.

2. *Urtica dioeca* (Tabelle 44). Die untersuchten Pflanzen wuchsen am schattigen Nordrand eines Waldes, sodaß direktes Sonnenlicht sie nur Morgens früh und am Abend treffen konnte; dagegen waren sie den West- und Nordwinden sehr stark ausgesetzt.

Im Winter sterben die oberirdischen Teile von *Urtica* ab. Nur hin und wieder zeigen sich niedere grüne Stengel, die, wenn erhältlich, gemessen wurden.

Die Schnitte stammen von folgenden Stellen:

Wurzelspitze: unmittelbar hinter derselben,

Verkorkte Wurzelpartie: im apikalen Drittel,

Stengel: im viertjüngsten Internodium,

Blätter: in derselben Region, Stiel und Spreite wie bei *Helleborus*.

Die Gewebe der Blattspreite nehmen vom Frühling bis zum Herbst, d. h. mit steigendem Alter der Zellen zu; im April ist der osmotische Wert etwas höher, wohl infolge der ungünstigen äußern Faktoren.

Der Blattstiel zeigt dasselbe.

Die Gewebe des Stengels beginnen im Januar mit einem Maximum, sinken im März zum ersten Minimum, steigen im April sehr stark an und sinken dann wieder; im Juli beginnt ein zweites Anschwellen, das fast durchwegs bis zum Absterben andauert. In der Wurzel fallen die Maxima meistens in den Herbst.

Von den Mittelwerten der ganzen Pflanze sind nur vergleichbar die Werte von April bis Oktober; sie zeigen ein Sinken bis Juni und dann ein kontinuierliches Steigen bis Oktober. Die Wurzelgewebe haben ein Minimum im März, ein Maximum im September.

3. *Fagus silvatica* (Tab. 45). Im Gegensatz zu *Helleborus* und *Urtica*, wo die Monatszahlen Durchschnittswerte aller Messungen (die unter abnormalen äußeren Bedingungen gemachten Untersuchungen abgerechnet) sind, habe ich hier monatlich nur je



eine Messungsserie gemacht.<sup>1)</sup> Ich wählte dazu 2 Exemplare aus, welche im Innern des Waldes wuchsen und gegen Wind und Bestrahlung ziemlich geschützt waren. Die Schnitte wurden an folgenden Stellen ausgeführt:

Wurzel: etwa 15–20 cm hinter der Spitze; ihr Durchmesser betrug hier 3–6 mm,

Stamm: ungefähr 1½ m über dem Boden,

Zweig: ca. 4 m über dem Boden und ca. 1½ m von der Peripherie der Krone entfernt; der Durchmesser an der untersuchten Stelle war ca. 1 cm,

Blatt: an der Peripherie des ca. 5½ m hohen Baumes und etwa ½ m unter dessen Spitze,

Spreite: Mitte zwischen Basis und Spitze, neben dem Mittelnerv.

Tabelle 45.

Jährliche Schwankung des osmotischen Wertes bei *Fagus silvatica*.

	Januar 1914	Februar 1914	März 1914	April 1913	Mai 1913	Juni 1913	Juli 1913	August 1913	Septbr. 1913	Oktober 1913	Novembr. 1913
Blatt.											
Epiderm., Unterseite					0,394	0,46	0,356	0,316	0,31	0,319	
„ Oberseite					0,424	0,496	0,387	0,325	0,30	0,349	
Schwammparench.					0,601	0,582	0,512	0,639	0,542	0,582	
Palisadenparenchym					0,956	0,966	0,918	1,013	1,047	1,125	
Zweig.											
Außenrinde	0,675	0,65	0,70	0,675	0,65	0,55	0,625	0,65	0,70	0,675	0,725
Innenrinde	0,70	0,70	0,65	0,625	0,65	0,575	0,575	0,70	0,825	0,725	0,70
Leptomparenchym	0,517	0,562	0,585	0,517	0,63	0,495	0,562	0,562	0,648	0,63	0,63
Geleitzellen	0,625	0,70	0,63	0,725	0,775	0,70	0,65	0,675	0,675	0,70	0,675
Kambium	0,60	0,625	0,60	0,625	0,675	0,575	0,65	0,625	0,575	0,675	0,625
Holzparenchym	1,125	1,175	1,15	1,075	0,825	0,925	0,80	0,925	0,925	1,025	1,025
Markstrahlen, Rinde	0,80	0,675	0,75	0,875	0,775	0,725	0,825	0,875	0,95	0,95	0,95
„ Holz	1,15	1,125	0,975	0,85	0,80	0,925	0,70	0,925	0,775	0,975	1,025
Stamm.											
Außenrinde	0,70	0,65	0,70	0,675	0,70	0,706	0,75	0,70	0,75	0,70	0,675
Innenrinde	0,70	0,70	0,70	0,65	0,725	0,694	0,75	0,75	0,75	0,70	0,65
Leptomparenchym	0,517	0,70	0,70	0,54	0,652	0,682	0,517	0,517	0,652	0,63	0,63
Geleitzellen	0,625	0,70	0,675	0,725	0,80	0,775	0,775	0,725	0,75	0,75	0,725
Kambium	0,60	0,625	0,70	0,65	0,675	0,60	0,575	0,625	0,70	0,65	0,575
Holzparenchym	1,175	1,15	1,125	1,10	0,85	0,95	0,875	0,875	0,90	0,975	1,00
Markstrahlen, Rinde	0,775	0,75	0,775	0,775	0,675	0,825	0,825	0,95	0,95	0,875	0,875
„ Holz	1,10	1,05	1,025	1,15	0,775	0,925	0,875	1,0	0,975	0,925	1,00
Wurzel.											
Außenrinde	0,725	0,65	0,55	0,575	0,675	0,625	0,525	0,625	0,675	0,65	0,70
Innenrinde	0,70	0,675	0,575	0,65	0,725	0,675	0,575	0,725	0,70	0,675	0,70
Leptomparenchym	0,527	0,517	0,562	0,54	0,652	0,625	0,585	0,63	0,65	0,675	0,595
Geleitzellen	0,70	0,70	0,675	0,75	0,70	0,65	0,575	0,725	0,725	0,70	0,70
Kambium	0,60	0,675	0,70	0,675	0,625	0,625	0,55	0,625	0,60	0,60	0,625
Holzparenchym	1,275	1,225	1,225	1,05	0,80	0,80	0,80	0,875	0,875	0,975	1,00
Mittelwert	0,768	0,772	0,760	0,748	0,698	0,697	0,658	0,715	0,728	0,739	0,764

<sup>1)</sup> In den Belegen mit einem \* bezeichnet. Diese Untersuchungen nahmen viel Zeit in Anspruch.



In den beidseitigen Epidermen des Blattes ist das Maximum des osmotischen Wertes im Juni, das Minimum im September zu konstatieren; das Palisadenparenchym zeigt vom Juli an ein regelmäßiges Ansteigen.

Die Gewebe des Zweiges weisen die höchsten Werte meistens im Herbst und Winter auf.

Die Gewebe des Stammes verhalten sich wenig regelmäßig.

Die Mittel aller Gewebe beginnen im Juli mit einem Minimum, steigen kontinuierlich bis zum Maximum im Dezember und fallen dann wieder bis zum Minimum.

4. *Sedum acre* (Tab. 46). Die Stengel wurden beim Übergang von blattragenden zum blattlosen Teil, die Blätter in der

Tabelle 46.

Jährliche Schwankung des osmotischen Wertes bei *Sedum acre*.

	Januar 1914	Februar 1914	März 1914	April 1913	Mai 1913	Juni 1913	Juli 1913	August 1913	Septbr. 1913	Oktober 1913	Novemb. 1913	Dezembr. 1913
Blatt.												
Epidermis	0,312	0,375	0,312	0,25	0,205	0,367	0,267	0,264	0,297	0,312	0,288	0,297
Mesophyll	0,394	0,506	0,41	0,319	0,243	0,36	0,325	0,336	0,375	0,41	0,356	0,431
Stengel.												
Epidermis	0,288	0,328	0,312	0,25	0,25	0,264	0,328	0,264	0,297	0,328	0,25	0,288
Außenrinde	0,40	0,421	0,44	0,34	0,32	0,32	0,38	0,34	0,34	0,34	0,38	0,40
Innenrinde	0,42	0,42	0,42	0,40	0,34	0,34	0,40	0,36	0,40	0,36	0,38	0,36
Geleitzellen	0,482	0,472	0,472	0,472	0,405	0,472	0,482	0,472	0,40	0,415	0,46	0,437
Kambium	0,45	0,45	0,425	0,46	0,437	0,45	0,405	0,440	0,393	0,393	0,405	0,495
Hadromparenchym	0,525	0,482	0,525	0,613	0,562	0,517	0,503	0,503	0,415	0,394	0,415	0,482
Markzellen	0,38	0,40	0,42	0,30	0,24	0,24	0,28	0,34	0,28	0,40	0,46	0,42
Wurzel.												
Epidermis	0,58	0,62	0,58	0,50	0,44	0,38	0,42	0,50	0,48	0,48	0,54	0,58
Parenchym	0,60	0,60	0,60	0,52	0,48	0,38	0,44	0,34	0,50	0,48	0,52	0,56
Mittelwert	0,439	0,461	0,447	0,402	0,358	0,372	0,385	0,378	0,379	0,392	0,405	0,432

Mitte der blattragenden Partie, die Wurzeln 1—2 cm von der Spitze entfernt gemessen.

Das Blatt hat das Minimum im Mai, das Maximum im Februar.

Die Gewebe des Stengels zeigen ein ziemlich unregelmäßiges Verhalten.

In den Wurzeln fallen die Maxima, ähnlich wie im Blatt, auf den Februar oder dessen Nähe, die Minima auf den Sommer.

Die Durchschnittswerte steigen vom Minimum im Mai anhaltend bis zum Maximum im Februar.

Tab. 47 gibt eine Zusammenstellung der Monatsmittel. Die Minima fallen auf März für *Urtica*, Mai für *Sedum* und Juli für *Helleborus* und *Fagus*; die Maxima auf Januar für *Urtica*, Februar für *Sedum*, September für *Helleborus* und Dezember für *Fagus*. Daß *Helleborus* den größten Durchschnittswert schon im September hat, mag teilweise daher rühren, daß es Anfangs Winter schon mit der Bildung neuer Organe beginnt. Bei den übrigen Pflanzen

fallen sämtliche Maxima auf die Wintermonate. Es verdient noch hervorgehoben zu werden, daß Mai—Juli 1913, die Monate, welche meist die geringsten Werte aufweisen, durch viele Niederschläge ausgezeichnet waren.

### 5. Zusammenfassung.

a. Sämtliche Gewebe schwanken während des Jahres in ihrem osmotischen Wert.

Tabelle 47.

Zusammenstellung der Mittelwerte aus Tabellen 43—46.

	Januar	Februar	März	April	Mai	Juni	Juli	August	Septbr.	Oktober	Novembr.	Dezembr.
<i>Helleborus foetidus</i>	0,559	0,580	0,549	0,550	0,537	0,523	0,487	0,582	0,626	0,595	0,543	0,56
<i>Urtica dioeca</i>	0,615	0,567	0,483	0,546	0,493	0,486	0,520	0,530	0,575	0,608	0,605	—
<i>Fagus sylvatica</i>	0,768	0,772	0,760	0,748	0,698	0,697	0,658	0,715	0,728	0,739	0,764	0,78.
<i>Sedum acre</i>	0,439	0,461	0,447	0,402	0,358	0,372	0,385	0,378	0,379	0,392	0,405	0,43.

b. Das Maximum fällt bei *Urtica*, *Fagus* und *Sedum* in die Wintermonate. *Helleborus* zeigt im Februar ein kleineres, im September das Hauptmaximum. Das Minimum fällt bei *Urtica* und *Sedum* auf den Frühling, während *Helleborus* und *Fagus* ihren kleinsten Wert im Juli haben.

## V. Kapitel:

### Einige Beobachtungen über die Höhe des osmotischen Wertes auf der Ober- und Unterseite desselben Organs und über die Bedeutung der äußern Faktoren.

Im Gegensatz zum Vorhergehenden handelt es sich hier nicht um systematisch durchgeführte Untersuchungen, sondern um orientierende Beobachtungen, die zum Schlusse noch Aufnahme finden mögen.

#### 1. Antagonistische Seiten.

a. *Fagus*. Der in Tabelle 48 angegebene Ast war an der Untersuchungsstelle gerade; erst gegen die Spitze hin wies er eine Krümmung auf.

In diesem speziellen Falle besitzen Außenrinde und Leptoparenchym auf der Unterseite einen höheren Wert als auf der Oberseite. Umgekehrt verhalten sich Innenrinde, Geleitzellen, Holzparenchym und Markstrahlen. Im Allgemeinen ist die Differenz zwischen oben und unten nur gering (vergl. auch Beleg 259).

b. *Helleborus*. Im Blattstiel (Tab. 49), dessen Epidermis- und Rindenwerte in verschiedenen Zonen von der Spitze (1) bis zur Basis (4) gemessen wurden, ist der osmotische Wert auf der morphologischen Oberseite durchwegs höher als auf der entsprechenden Unterseite.

Die Teilblätter der fußförmigen Spreite tragen an ihrem Grunde eine ca. 1 cm lange, stielförmige, nicht verdickte Partie, die gewöhnlich die geradlinige Fortsetzung des Stiels bildet, im Winter sich aber nach unten krümmt, sodaß die Blättchen vertikal stehen; dies ist besonders auffallend, wenn auf einen warmen Tag

Tabelle 48.

Wagerechter Teil eines Astes von *Fagus silvatica*. 3. XII. 13.

Ast 2 cm dick	Unterseite	Oberseite
Außenrinde	0,60	0,575
Innenrinde	0,55	0,575
Leptoparenchym	0,517	0,495
Geleitzellen	0,675	0,70
Kambium	0,625	0,625
Holzparenchym	0,95	0,975
Markstrahlen, Rinde	0,75	0,75
„ Holz	0,975	1,00
Mittelwert	0,705	0,712

eine kalte Nacht folgt. Temperaturerhöhung bedingt ein Heben, Temperaturniedrigung ein erneutes Senken.

Ist die krümmungsfähige Zone nicht gebogen, so zeigen die antagonistischen Seiten annähernd dieselben Differenzen, wie im Blattstiel. Im gebogenen Zustande haben die Differenzen dasselbe

Tabelle 49.

Blattstiel auf der morph. Ober- und Unterseite von *Helleborus*. 5. VI. 13.

	Epidermis		Außenrinde		Innenrinde	
	oben	unten	oben	unten	oben	unten
(Spitze) 1	0,375	0,356	0,50	0,48	0,52	0,50
2	0,356	0,337	0,48	0,46	0,50	0,50
3	0,337	0,337	0,48	0,48	0,48	0,48
(Basis) 4	0,337	0,30	0,46	0,46	0,48	0,46
Mittelwert	0,351	0,333	0,48	0,47	0,495	0,485

Vorzeichen, sind aber um ca. 50 % größer (Tabelle 50; vergl. auch Belege 136—139).

c. *Sedum*. Gemessen wurde ein dem Boden horizontal aufliegender, im Schatten gewachsener Stengel.

In den Epidermis- und Rindenzellen ist auch hier wieder der Wert auf der Oberseite höher.

2. Äußere Faktoren. Einige bei annähernder Konstanz der übrigen Bedingungen ausgeführte Messungen erlauben einen Schluß über den Einfluß gewisser Außenfaktoren.

a. Temperatur (Tabelle 52). Gemessen wurde die Lufttemperatur zur Zeit der Untersuchung in der Nähe der Pflanze. Wie die *Helleborusspreite* zeigt, steigen die Werte der Epidermiszellen auf der Ober- und Unterseite mit der Herabsetzung der Temperatur stark an. Das Schwammparenchym bleibt unverändert, während die Palisaden sich durchaus ungesetzmäßig verhalten.

Tabelle 50.  
Osmotischer Wert im Blatt„gelenk“ von *Helleborus foetidus*.

	gerade			fast rechtwinklig gebogen		
	Unterseite	Oberseite	Unterschied	Unterseite	Oberseite	Unterschied
Außenrinde	0,58	0,62	+ 0,04	0,60	0,68	+ 0,08
Mittelinrinde	0,58	0,60	+ 0,02	0,62	0,66	+ 0,04
Innenrinde	0,58	0,58	0,00	0,62	0,64	+ 0,02

Besser als in den Einzelgeweben drückt sich der Einfluß der Temperatur in den Mittelwerten aus, trotzdem sich oft individuelle Differenzen bemerkbar machen (Tab. 52, 3. Kolonne). Selbst da, wo die Temperaturdifferenzen relativ klein sind, ist eine Abhängigkeit des osmotischen Wertes unter sonst gleichen Umständen (so-

Tabelle 51.  
Stengel von *Sedum* auf der Ober- und Unterseite. 28 X. 13.

	Unterseite	Oberseite
Epidermis	0,288	0,312
Außenrinde	0,36	0,40
Innenrinde	0,38	0,40
Kambium	0,382	0,382

weit dies in der Natur möglich ist) deutlich. So sind die Mittelwerte für die Belege 4—7:

	2p	10a	2p	6p
Im Laubblatt	0,635	0,602	0,592	0,613
„ Hochblatt	0,635	0,602	0,591	0,606
Regen	0	0	0	0
Temperatur	—1°	+3°	+5,5°	+4°
Wind	schwach	0	0	0
Insolation	schwach	stark	stark	0

Auch hier hat eine Erhöhung der Temperatur eine Herabsetzung des osmotischen Wertes zur Folge (Exemplare aus dem schattigen Buchenwald).

Anders verhalten sich die Blattgewebe bei höhern Temperaturen. Vergleicht man die Zahlen der Belege 110, 112, 114 miteinander, so hat man

Mittelwerte der Laubblätter	0,494	0,521	0,553
Temperatur	12,5°	16°	18°



In diesem, wie auch in andern Fällen (vergl. Belege 66 und 67, 74, 77 und 78) nimmt der osmotische Wert mit der Temperaturerhöhung zu.

Ähnlich verhalten sich die Spreiten von *Fagus* (Belege 218, 223).

Gelegentliche Untersuchungen zeigten, daß die Epidermen der übrigen Organe bei *Helleborus* und *Urtica* nicht so stark und so regelmäßig beeinflußt werden.

Tabelle 52.

Einwirkung der Temperatur auf den osmotischen Wert der Blattspreite bei *Helleborus*.

Datum der Untersuchung	27. I. 14. 10 <sup>h</sup> a	28. I. 14. 10 <sup>h</sup> a	29. I. 14. 10 <sup>h</sup> a
Temperatur	10°	— 1°	— 5°
Epidermis, Mittelnerv unten	0,48	0,52	0,52
„ Unterseite	0,437	0,455	0,473
„ Oberseite	0,46	0,50	0,52
Schwammparenchym	0,694	0,694	0,694
Palisadenparenchym	0,87	0,904	0,957
Mittelwert	0,588	0,615	0,633

b. Besonnung (Tab. 53). Als Beispiel sei das Buchenblatt gewählt. Die zur Messung verwendeten Spreiten befanden sich beide etwa 2½ m über dem Boden; die eine war von der Sonne beschienen, die andere den ganzen Tag über beschattet. Die Untersuchung erfolgte, nachdem das Sonnenblatt von 9—11<sup>h</sup> a. m. der direkten Bestrahlung ausgesetzt war. — Die Epidermen des be-

Tabelle 53.

Osmotischer Wert bei Besonnung im *Fagus*blatt. 9. V. 13.

	Schatten 10 <sup>15</sup> a	Sonne beschienen 11 <sup>h</sup> a
Epidermis, Unterseite	0,41	0,44
„ Oberseite	0,424	0,465
Schwammparenchym	0,62	0,62
Palisadenparenchym	0,975	0,975
Leitbündelscheide, Mittelnerv	0,38	0,40
„ Seitennerv	0,44	0,44
Mittelwert	0,543	0,557

strahlten Blattes haben einen höhern Wert als die des nicht bestrahlten, während die Mesophyllzellen nicht differieren. In andern Fällen ist auch in den Epidermen ein Unterschied kaum zu konstatieren (vergl. Belege 231 und 232, Blätter ca. 4½—5 m über dem Boden).

Die Spreiten von *Helleborus* (z. B. Beleg 85) besitzen bei Besonnung gewöhnlich einen höhern Wert. Bei *Urtica* ist die An-

derung unbestimmt (Beleg 183). Dagegen zeigen besonnte *Funaria*-blätter den beschatteten gegenüber ein bedeutendes Ansteigen (Beleg 291).

In den Stengeln und Stämmen ist der osmotische Wert bei andauernder Bestrahlung auf der Sonnenseite im Sommer unbestimmt (Beleg 240), im Winter meist höher als auf der Schatten-seite (Belege 11 und 14, 258). Das Gesagte gilt eindeutig nur für

Tabelle 54.

Windwirkung auf die Blattzellen von *Funaria*. 2. III. 14.

	8 h a	10 h a	2 h p	4 h p	6 h p
Spreite.					
(Spitze) 1	0,319	0,319	0,404	0,447	0,382
2	0,359	0,382	0,435	0,447	0,404
3	0,382	0,404	0,466	0,489	0,466
4	0,51	0,51	0,531	0,531	0,531
(Basis) 5	0,51	0,535	0,562	0,562	0,535
Nerv.					
(Spitze) 1	0,36	0,382	0,382	0,425	0,425
2	0,404	0,405	0,425	0,45	0,425
3	0,45	0,45	0,472	0,472	0,472
4	—	0,482	0,482	0,489	0,489
(Basis) 5	0,577	0,595	0,595	0,577	0,531
Wind	fehlt	schwach	schwach	stark	fehlt
T <sup>1)</sup> =	10	0,5	1	1	0
J <sup>2)</sup> =	bedeckt	bedeckt	bedeckt	bedeckt	bedeckt
R <sup>3)</sup> =	o	o	o	o	o

die Epidermis. Die andern Gewebe können sich trotz Besonnung abweichend verhalten.

c. Wind. Seinen Einfluß zeigen am deutlichsten die Blätter von *Funaria* (Tab. 54). Sobald nur ein schwacher Wind einsetzt, beginnt sofort eine Erhöhung des osmotischen Wertes, besonders in den Zellen der Spitze, die der Luftströmung am meisten ausgesetzt

Tabelle 55.

Einfluß der Feuchtigkeit auf die Wurzelzellen von *Helleborus*.

Datum	Wurzel- spitzepid.	Außen- rinde	Innen- rinde	Geleit- zellen	Kambium	Hadrom- parench.	T	J	R
18. VIII. 9 h a	0,418	0,469	0,52	0,655	0,555	0,607	11°	stark	o
20. VIII. 8 h a	0,375	0,45	0,50	0,631	0,531	0,585	14°	o	stark
20. VIII. 5 h p	0,386	0,445	0,48	0,631	0,555	0,585	15°	bedeckt	o

sind. Bei starkem Wind findet ein weiteres Anschwellen statt, um beim Aufhören desselben wieder abzunehmen. Die Zellen des Blattgrundes ändern sich hierbei nur wenig.

<sup>1)</sup> T = Temperatur. <sup>2)</sup> J = Insolation. <sup>3)</sup> R = Regen.

Bei *Helleborus*, *Urtica*, *Fagus* habe ich an vielen Beispielen (vide Belege) gefunden, daß an windstillen Tagen der osmotische Wert der Epidermen des Blattes kleiner ist als bei starkem Wind. Die Epidermiszellen der übrigen Organe werden dagegen nur wenig beeinflusst, ausgenommen dann, wenn sie dünne Kutikula besitzen. Bei länger andauernder Luftströmung kann sich die Windwirkung auch auf innere Organe ausdehnen.

d. Feuchtigkeit. Bei *Helleborus* ist der osmotische Wert der Wurzelgewebe in nassem Boden kleiner als in trockenem (Tab. 55). Die erste Messung machte ich nach längerer regenloser Zeit am 18. VIII. 13., Morgens 9 h. An demselben Tage bedeckte sich der Himmel und blieb so bis zum 19. Abends. Dann setzte Regen ein, der bis zum folgenden Mittag andauerte. Am 20. Morgens 8 h machte ich eine zweite und Abends 6 h, als der Boden oberflächlich schon wieder trocken war, eine dritte Messung. Man vergleiche ferner die Rindenzellen der Seitenwurzeln (Mitte) von *Helleborus* (Belege 103 und 109). In der Zeit 6. VII. bis 11. VII. 13. waren heftige Regen häufig, während nachher eine längere Periode von schönem Wetter einsetzte. Zur Zeit des Regens war der osmotische Wert der Wurzelgewebe geringer als in der Trockenperiode.

Bei länger dauerndem Regen nimmt der osmotische Wert auch im Stengelgewebe etwas ab (vergl. Beleg 63, I und letzte Kolonne). Bei zunehmender Trockenheit verläuft die Schwankung umgekehrt (vergl. Beleg 188 und 192, besonders Stengel unten).

### 3. Zusammenfassung.

a. In den untersuchten Organen besitzt die morphologische Oberseite durchschnittlich einen höheren Wert als die entsprechende Unterseite. — In den gebogenen Blatt„gelenken“ von *Helleborus* ist der Unterschied zwischen Ober- und Unterseite um das Doppelte größer als in den nicht gebogenen.

b. Änderungen der Lufttemperatur vermögen den osmotischen Wert der äußeren Gewebe wesentlich zu beeinflussen: von mittleren zu hohen, wie auch zu niederen Temperaturen schwillt er an.

c. Bei Besonnung erfolgt Erhöhung in der Epidermis.

d. Dem Wind stark exponierte Organe steigern den osmotischen Wert.

e. Die Bodenfeuchtigkeit setzt ihn in den Wurzelgeweben herab.

### Schluß.

Zur Bestimmung des osmotischen Wertes der Gewebe von *Helleborus foetidus*, *Urtica dioica*, *Fagus silvatica*, *Sedum acre* und *Funaria hygrometrica* wurden Abstufungen von 0,05, bei feineren Beobachtungen auch von 0,01 Mol  $\text{KNO}_3$  benützt. Da die Zellen bei der Plasmolyse eine Verkleinerung ihres Volumens erfahren, mußte diese in der Regel mit in Rechnung gezogen werden.

Die Resultate habe ich bereits am Schlusse jedes Kapitels hervorgehoben. Das Wesentlichste soll hier nochmals kurz zusammengefaßt werden.

In gleicher Höhe über dem Boden zeigen benachbarte Zellen desselben Gewebes annähernd denselben osmotischen Wert, wenn sie derselben Schicht angehören; gehören sie dagegen verschiedenen Schichten an, so können auch benachbarte Zellen des gleichen Gewebes wesentlich differieren. Noch bedeutend größer sind die Unterschiede in demselben Gewebe in verschiedener Distanz vom Boden.

Bei *Urtica* haben die obern Blätter kleinere Werte als die untern; das hängt offenbar damit zusammen, daß die obern Blätter jünger, die untern älter sind.

Bei der Buche zeigen ausgewachsene, annähernd gleichalte Blätter keine Beziehung zwischen der Größe des osmotischen Wertes und der Höhe der Blattinsertion (I. Kapitel).

Unter den Blattgeweben besitzen die Palisaden den höchsten, die Epidermen, besonders der Blattunterseite, den kleinsten Wert (oft nur die Hälfte der Palisaden).

In Blattstiel, Stengel und Wurzel liegt das Maximum im allgemeinen in den Geleitzellen und im Hadromparenchym (bei *Fagus* im Holzparenchym und in den Markstrahlen), das Minimum in den Epidermiszellen.

Unter den Geweben der ganzen Pflanze finden sich die höchsten Werte in den Palisaden, die niedrigsten gewöhnlich in den Epidermiszellen der Blätter (II. Kapitel).

Der osmotische Wert vollführt in allen Geweben periodische tägliche Schwankungen; von dem Minimum am frühen Morgen steigt die Kurve bis zum Maximum am Nachmittag, um dann wieder bis zum folgenden Morgen zu sinken (III. Kapitel).

Auch eine jährliche Periodizität ist nachgewiesen: ihr Maximum fällt in der Regel in die Wintermonate. Die Gewebe von *Helleborus* zeigen, wohl infolge der abweichenden Entwicklung, ihre höchsten Werte im Herbst (IV. Kapitel).

In den Blattstielen und besonders in den Blatt„gelenken“ von *Helleborus* besitzt die morphologische Oberseite einen größern Wert als die Unterseite.

Sehr hohe oder sehr niedrige Lufttemperaturen bewirken eine Erhöhung des osmotischen Wertes; ebenso verhalten sich starke Besonnung und heftige Windbewegung. Umgekehrt sinken die Wurzelwerte bei starker Durchfeuchtung des Bodens (V. Kapitel).

Die vorliegende Arbeit wurde vom Sommer 1912 bis Frühling 1914 im botanischen Institut der Universität Freiburg. (Schweiz) ausgeführt. Ich danke dem Vorsteher des genannten Instituts, Professor Ursprung, welcher dieser Arbeit stets das lebhafteste Interesse und die bereitwilligste Unterstützung entgegenbrachte.



**Belege.**

Die Belege sind für die einzelnen Pflanzen chronologisch zusammengestellt. Die Reihenfolge ist:

<i>Helleborus foetidus</i> L.:	Beleg	1—162
<i>Urtica dioeca</i> L.:	"	163—213
<i>Fagus silvatica</i> L.:	"	214—265
<i>Sedum acre</i> L.:	"	266—283
<i>Fumaria hygrometrica</i> :	"	284—295

In jedem einzelnen Beleg ist links oben das Datum und wenn nötig, auch die Tagesstunde der Untersuchung angegeben. Die Kolonne „Bemerkungen“ enthält eigene Bestimmungen der Schattentemperatur  $T$  in der Nähe der Versuchsobjekte unmittelbar vor der Untersuchung; die Windverhältnisse<sup>1)</sup>  $W$  in folgenden Abstufungen: wenig, schwach, mittel, stark; über Bodenfeuchtigkeit und besonders Regen  $R$ . „Bedeckt“ bedeutet, daß der Himmel mit Wolken überzogen war; „Insolation“ bedeutet direkte Bestrahlung des gemessenen Organs durch die Sonne. Wenn „Schnee“ vermerkt ist, so ist darunter frisch gefallener Schnee verstanden, der die untersuchte Pflanze ganz oder z. T. bedeckt. Fehlen in den Belegen Angaben für  $W$ ,  $R$  und Insolation, so waren diese =  $O$ .

Diejenigen Belege, die in den Text aufgenommen wurden, sind durch entsprechende Hinweise gekennzeichnet.

**Helleborus foetidus.****Beleg 1.****Blattspreite.**

21. XII. 12. 11 <sup>h</sup> a <sup>1)</sup>		Bemerkungen
Epidermis, Mittelnerv, Unterseite	0,52	$T = -3^{\circ}$
" Unterseite	0,42	$W = \text{schwach}$
" Oberseite	0,48	Bedeckt
Schwammparenchym	0,714	
Palisadenparenchym	0,960	

<sup>1)</sup> a = Vormittag, p = Nachmittag.

**Beleg 2.****Blattspreite.**

24. XII. 12. 10 <sup>h</sup> a		Bemerkungen
Epidermis, Mittelnerv, Unterseite	0,50	$T = -1^{\circ}$
" Unterseite	0,42	Bedeckt
" Oberseite	0,48	
Schwammparenchym	0,694	
Palisadenparenchym	0,942	

<sup>1)</sup> Der Föhn ist infolge seiner austrocknenden Wirkung immer besonders vermerkt.

Beleg 3.  
Blattspreite.

30. XII. 12. 10 <sup>h</sup> a	Laubblatt	Hochblatt	Bemerkungen
Epidermis, Mittelnerv, Unterseite	0,54	0,52	T = - 3°
" Unterseite	0,455	0,473	Schwache Inso- lation
" Oberseite	0,58	0,56	
Schwammparenchym	0,694	0,714	
Palisadenparenchym	0,875	0,875	

Beleg 4.  
Blattspreite.

30. XII. 12. 2 <sup>h</sup> p	Laubblatt	Hochblatt	Bemerkungen
Epidermis, Mittelnerv, Unterseite	0,54	0,52	T = - 1°
" Unterseite	0,49	0,508	W = schwach
" Oberseite	0,56	0,56	Schwache Inso- lation
Schwammparenchym	0,675	0,694	
Palisadenparenchym	0,91	0,892 <sup>1)</sup>	

<sup>1)</sup> Die oberen Schichten des Mesophylls des Hochblattes nenne ich Palisaden, wegen ihrer Gestalt u. besonders wegen ihres hohen osmotischen Wertes.

Beleg 5.  
Blattspreite.

31. XII. 12. 10 <sup>h</sup> p	Laubblatt	Hochblatt	Bemerkungen
Epidermis, Mittelnerv, Unterseite	0,52	0,52	T = 3°
" Unterseite	0,437	0,437	Starke Insolation
" Oberseite	0,52	0,54	
Schwammparenchym	0,656	0,638	
Palisadenparenchym	0,875	0,875	

Beleg 6.  
Blattspreite.

31. XII. 12. 10 <sup>h</sup> p	Laubblatt	Hochblatt	Bemerkungen
Epidermis, Mittelnerv, Unterseite	0,50	0,52	T = 5,5°
" Unterseite	0,423	0,407	Direkte, starke Insolation
" Oberseite	0,52	0,52	
Schwammparenchym	0,656	0,638	
Palisadenparenchym	0,857	0,875	

Beleg 7.  
Blattspreite.

31. XII. 12. 6 <sup>h</sup> p	Laubblatt	Hochblatt	Bemerkungen
Epidermis, Mittelnerv, Unterseite	0,52	0,54	T = 1°
" Unterseite	0,437	0,437	
" Oberseite	0,54	0,54	
Schwammparenchym	0,656	0,656	
Palisadenparenchym	0,875	0,892	

Beleg 8.  
Blattstiel.

31. XII. 12. 3 <sup>h</sup> p		Bemerkungen
Epidermis	0,506	T = 4°
Außenrinde	0,56	Schwache Insolation
Innenrinde	0,56	
Geleitzellen	0,525	
Kambium	0,547	
Hadromparenchym	0,516	

Beleg 9.  
Blattspreite.

3. I. 13. 10 <sup>h</sup> a		Bemerkungen
Epidermis, Mittelnerv, Unterseite	0,50	T = 4°
„ Unterseite	0,423	Starke Insolation
„ Oberseite	0,52	
Schwammparenchym	0,656	
Palisadenparenchym	0,875	

Beleg 10.  
Blattstiel.

3. I. 13. 2 <sup>h</sup> p		Bemerkungen
Epidermis	0,525	T = 5,5°
Außenrinde	0,54	W = sehr stark
Innenrinde	0,56	Starke Insolation
Geleitzellen	0,503	
Kambium	0,525	
Hadromparenchym	0,516	

Beleg 11.  
Stengel in der-Blattregion (auf der Sonnenseite gemessen).

4. I. 13. 1 <sup>h</sup> p		Bemerkungen
Epidermis	0,506	
Außenrinde	0,527	T = 2°
Innenrinde	0,506	Nebel
Geleitzellen	0,54	W = 0
Kambium	0,51	
Hadromparenchym	0,531	
Markzellen	0,517	

Beleg 12.

Siehe Tabelle 21. Messung 5. I. 13. 10<sup>h</sup> a.

Beleg 13.

Siehe Tabelle 19 u. 22 I. Messung 7. I. 13. 2<sup>h</sup> p.

Beleg 14.

Siehe Tabelle 20 I. Messung 13. I. 13. 3<sup>h</sup> p.

Beleg 15.  
Blütenstiel.

17. I. 13. 10 <sup>h</sup> a		Bemerkungen
Epidermis	0,40	T = 3°
Rindenzellen	0,394	Nebelig
Siebröhren	0,536	
Geleitzellen	0,495	
Kambium	0,42	
Hadromparenchym	0,45	
Markzellen	0,453	

Beleg 16.  
Staubfaden und Fruchtblatt.

24. I. 13. 2 <sup>h</sup> p	Staubfaden	Fruchtblatt	Bemerkungen
Epidermis	0,332	0,460	T = 2°
Parenchym	0,34	0,375	W = schwach Bedeckt

Beleg 17.  
3 Messungen an Parenchymzellen des Laubblattes.

27. I. 13. 2 <sup>h</sup> p	I.	II.	III.	Bemerkungen
Nervenparenchym	0,562	0,60	0,581	T = 3°
Anliegendes Schwammparenchym	0,619	0,619	0,638	W = schwach
Abseitsliegendes "	0,638	0,675	0,656	Bedeckt
Palisadenzelle	0,84	0,875	0,892	

Beleg 18.  
Siehe Tabelle 18. Messung 29. I. 13. 10<sup>h</sup> a.

Beleg 19.  
Blattstiel.

4. II. 13. 2 <sup>h</sup> p		Bemerkungen
Epidermis	0,487	T = 2,5°
Außenrinde	0,56	W = schwach
Innenrinde	0,54	Bedeckt
Geleitzellen	0,591	
Kambium	0,525	
Hadromparenchym	0,474	

Beleg 20.  
Wurzel (in der Stengelnähe gemessen).

7. II. 13. 4 <sup>h</sup> p		Bemerkungen
Außenrinde	0,634	T = 1,5°
Innenrinde	0,613	W = schwach
Geleitzellen	0,562	Bedeckt
Kambium	0,54	
Hadromparenchym	0,54	
Epidermis an der Wurzel	0,543	



Beleg 21.  
Parenchymzellen des Blattes.

8. II. 13. 2 <sup>30</sup> p	I	II	Bemerkungen
Nervenparenchymzellen	0,56	0,58	T = 2°
Anliegendes Schwammparenchym	0,619	0,619	W = schwach Schwache Insolation

Beleg 22.  
Siehe Tabelle 38. Messung 3./4. II. 13.

Beleg 23.  
Blattspreiten in verschiedener Höhe.

8. II. 13 p	Unten	Unter der Mitte	Über der Mitte	Oben	Bemerkungen
Epidermis, Mittelnerv, Unterseite	0,52	0,50	0,52	0,50	T = - 10
„ „ Unterseite	0,455	0,437	0,437	0,455	(ebenso Be-
„ „ Oberseite	0,48	0,52	0,50	0,50	lege 24 u.
Schwammparenchym	0,655	0,639	0,677	0,677	25)
Palisadenparenchym	0,96	0,978	0,942	0,960	

Beleg 24.  
Perianthblatt.

8. II. 13 p		Bemerkungen
Epidermis der Außenseite	0,417	siehe Beleg 23
„ „ Innenseite	0,382	
Parenchym	0,396	

Beleg 25.  
Markzellen der untern Stengelpartie.

8. II. 13 p		Bemerkungen
Schicht 1—2 (außen)	0,517	siehe Beleg 23
3	0,562	
4 (innen)	0,60	

Beleg 26.  
Blattspreite.

17. II. 13. 9h a		Bemerkungen
Epidermis, Mittelnerv, Unterseite	0,50	T = - 1°
„ „ Unterseite	0,437	Schwache Insolation
„ „ Oberseite	0,50	
Schwammparenchym	0,698	
Palisadenparenchym	0,91	

## Beleg 27.

## Blattspreite.

22. II. 13. 9 <sup>h</sup> a		Bemerkungen
Epidermis, Mittelnerv, Unterseite	0,50	T = 0,5°
" Unterseite	0,455	W = stark
" Oberseite	0,54	Schwache Insolation
Schwammparenchym	0,694	
Palisadenparenchym	0,892	

## Beleg 28.

## Blattspreite.

24. II. 13	9 <sup>h</sup> a	9 <sup>h</sup> p	5 <sup>30</sup> p	Bemerkungen
Epidermis, Mittelnerv, Unterseite	0,46	0,48	0,48	T = - 4°, resp. 1° u.
" Unterseite	0,42	0,437	0,455	- 1°
" Oberseite	0,48	0,48	0,48	W = schwach
Schwammparenchym	0,694	0,714	0,675	Schwache Insolation
Palisadenparenchym	0,875	0,91	0,892	

## Beleg 29.

## Epidermis.

28. II. 13. 9 <sup>30</sup> a		Bemerkungen
Blattstiel, Unterseite, oben	0,525	T = - 1°
" " Mitte	0,506	W = schwach
" " unten	0,525	Leichter Schneefall
Stengel, oben	0,487	
" " Mitte	0,525	
" " unten	0,562	

## Beleg 30.

## Blattspreite.

3. III. 13. 10 <sup>h</sup> a		Bemerkungen
Epidermis, Mittelnerv, Unterseite	0,50	In der vorigen Nacht hat es geschneit :
" Unterseite	0,385	daher die Abkühlung von 6° vom
" Oberseite	0,42	2. III. Abends auf 3. III. Morgens:
Schwammparenchym	0,638	T = - 1°; W = schwach
Palisadenparenchym	0,927	

## Beleg 31.

## Blattspreite.

3. III. 13. 2 <sup>h</sup> p		Bemerkungen
Epidermis, Mittelnerv, Unterseite	0,46	T = 3°
" Unterseite	0,35	W = schwach
" Oberseite	0,40	
Schwammparenchym	0,619	
Palisadenparenchym	0,91	

## Beleg 32.

## Blattspreite.

3. III. 13. 4 <sup>h</sup> p		Bemerkungen
Epidermis, Mittelnerv, Unterseite	0,50	T = 1,5°
„ Unterseite	0,35	W = schwach
„ Oberseite	0,40	
Schwammparenchym	0,60	
Palisadenparenchym	0,91	

## Beleg 33.

## Blattspreite.

7. III. 13. 3 <sup>h</sup> p		Bemerkungen
Epidermis, Mittelnerv, Unterseite	0,44	T = 4,5°
„ Unterseite	0,402	W = stark
„ Oberseite	0,42	R = stark
Schwammparenchym	0,619	
Palisadenparenchym	0,91	

## Beleg 34.

## Blattspreite.

8. III. 13. 3 <sup>h</sup> p		Bemerkungen
Epidermis, Mittelnerv, Unterseite	0,50	T = 6°
„ Unterseite	0,402	W = stark
„ Oberseite	0,52	R = stark
Schwammparenchym	0,619	
Palisadenparenchym	0,945	

## Beleg 35.

## Blattspreite.

8. III. 13. 6 <sup>h</sup> p		Bemerkungen
Epidermis, Mittelnerv, Unterseite	0,44	T = 2°
„ Unterseite	0,42	R = stark
„ Oberseite	0,42	
Schwammparenchym	0,638	
Palisadenparenchym	0,875	

## Beleg 36.

Tägliche Schwankung des osm. Wertes in der Blattspreite.  
9./10. III. 13.

Tageszeit	Epidermis			Schw.- parench.	Palisaden- parench.	Bemerkungen
	Mittel- nerv	Unter- seite	Ober- seite			
8h a	0,52	0,385	0,44	0,619	0,857	Etwas Föhn; bedeckt; T = 2°
11h a	0,56	0,402	0,50	0,656	0,875	Stärkerer „ T = 9°
2h p	0,58	0,42	0,54	0,714	0,875	„ „ T = 16°
5h p	0,48	0,402	0,52	0,714	0,857	Schwach. „ T = 14°
8h p	0,48	0,385	0,46	0,694	0,84	Windstill „ T = 9°
11h p	0,48	0,35	0,44	0,638	0,822	„ „ T = 11°
2h a	0,48	0,35	0,42	0,619	0,822	„ „ T = 10,5°
5h a	0,48	0,367	0,42	0,60	0,787	„ „ T = 10°
8h a	0,48	0,385	0,44	0,619	0,805	„ „ T = 8°

## Beleg 37.

Achsenorgane. 11. III. 13. 10<sup>h</sup> a—4<sup>h</sup> p.

	Blatt- stiel	Stengel		Wurzel		Bemerkungen
		oben	unten	basal	apikal	
Epidermis	0,41	0,487	0,626	—	—	T = 8°
Außenrinde	0,52	0,471	0,607	0,469	0,447	W = schwach
Innenrinde	0,54	0,495	0,63	0,431	0,466	Starke Insolation
Geleitzellen	0,569	0,562	0,577	0,63	0,607	
Kambium	0,569	0,551	0,577	0,585	—	
Hadromparenchym	0,495	0,552	0,595	0,607	—	
Markzellen	—	0,585	0,552	—	—	
Epiderm., Wurzelspitze	—	—	—	—	0,56	

## Beleg 38.

Blattspreite.

12. III. 13. 10 <sup>30</sup> a		Bemerkungen
Epidermis, Mittelnerv, Unterseite	0,50	T = 8°
„ Unterseite	0,35	Schwache Insolation
„ Oberseite	0,40	
Schwammparenchym	0,638	
Palisadenparenchym	0,875	

## Beleg 39.

Achsenorgane. 12. III. 13. 1<sup>h</sup>—6<sup>h</sup> p.

	Blatt- stiel	Stengel		Wurzel		Bemerkungen
		oben	unten	basal	apikal	
Epidermis	0,41	0,394	0,626	—	—	T = 7°
Außenrinde	0,46	0,396	0,562	0,431	0,41	
Innenrinde	0,48	0,453	0,517	0,45	0,394	
Geleitzellen	0,569	0,517	0,585	0,63	0,585	
Kambium	0,547	0,531	0,54	0,585	0,585	
Hadromparenchym	0,538	0,51	0,595	0,585	0,562	
Markzellen	—	0,554	0,562	—	—	



## Beleg 40.

## Blütenteile.

16. III. 13. 3h p		Bemerkungen
Kelchblattepidermis, Außenseite	0,408	T = 6°
" " Innenseite	0,387	R = stark
" -parenchym	0,41	W = stark
Fruchtblattepidermis	0,469	
" -parenchym	0,447	
Junge Zellen der sich bildenden Samen	0,54	

## Beleg 41.

## Blattspreite.

17. III. 13. 8h a		Bemerkungen
Epidermis, Mittelnerv, Unterseite	0,48	T = 1°
" Unterseite	0,367	W = stark
" Oberseite	0,40	R = stark
Schwammparenchym	0,638	
Palisadenparenchym	0,875	

## Beleg 42.

## Achsenorgane.

18. III. 13. 3h p	Blattstiel	Stengel	Wurzel	Bemerkungen
Epidermis	0,489	0,634	—	T = 2°
Außenrinde	0,56	0,585	0,489	W = stark
Innenrinde	0,54	0,63	0,531	
Geleitzellen	0,591	0,652	0,662	
Kambium	0,569	0,552	0,585	
Hadromparenchym	0,634	0,636	0,585	
Markzellen	—	0,562	—	

## Beleg 43.

## Blütenstiel.

21 III. 13. 3h p		Bemerkungen
Epidermis	0,44	T = 4,5°
Außenrinde	0,487	W = stark
Innenrinde	0,506	R = stark
Geleitzellen	0,52	(ebenso Beleg 44)
Kambium	0,471	
Hadromparenchym	0,52	
Markzellen	0,46	

## Beleg 44.

Wurzelrindenzellen in den verschiedenen Zellagen, von außen nach innen zu gemessen.

21. III. 13. 5h p	I. Messung	II. Messung	Bemerkungen
1 <sup>1)</sup> (Epidermisseite)	0,433	0,433	
2	0,433	0,433	
3	0,453	0,453	
4	0,453	0,453	
5	0,453	0,474	
6	0,474	0,495	
7	0,495	0,516	
8	0,495	0,495	
9 (Innenseite)	0,495	0,516	

## Beleg 45.

Siehe Tabelle 18. Messung 26. III. 13. 9h a.

## Beleg 46.

Achsenorgane.

26. III. 13. 10h a — 5h p	Blattstiel (Mitte)	Stengel (Mitte)	Wurzel (Mitte)	Bemerkungen
Epidermis	0,506	0,634	—	T ca. 4—6°
Außenrinde	0,52	0,652	0,577	W = mittel bis stark
Innenrinde	0,54	0,675	0,636	R = stark
Geleitzellen	0,569	0,607	0,607	
Kambium	0,591	0,577	0,585	
Hadromparenchym	0,56	0,595	0,63	
Markzellen	—	0,585	—	

## Beleg 47.

Blattspreite.

4. IV. 13. 9h a		Bemerkungen
Epidermis, Mittelnerv, Unterseite	0,44	T = 3°
„ Unterseite	0,437	Nebelrig
„ Oberseite	0,48	
Schwammparenchym	0,638	
Palisadenparenchym	0,875	

## Beleg 48.

Blattspreite.

5. IV. 13. 9h a		Bemerkungen
Epidermis, Mittelnerv, Unterseite	0,50	Föhnig und bedeckt
„ Unterseite	0,49	T = 11°
„ Oberseite	0,52	
Schwammparenchym	0,714	
Palisadenparenchym	0,945	

<sup>1)</sup> Die Rindenzellschichten (wie im Folgenden alle nummerierten Kolonnen in den Tabellen), deren Anordnung in einander geschachtelten Zylindern entspricht, sind, von außen (1) nach innen zu, der Reihe nach nummeriert.

Beleg 49.  
Blattspreite.

7. IV. 13. 10 <sup>h</sup> a		Bemerkungen
Epidermis, Mittelnerv, Unterseite	0,44	T = 5°
„ Unterseite	0,402	R = wenig
„ Oberseite	0,46	
Schwammparenchym	0,638	
Palisadenparenchym	0,857	

Beleg 50.  
Blattspreite.

8. IV. 13. 9 <sup>30</sup> a		Bemerkungen
Epidermis, Mittelnerv, Unterseite	0,46	T = 3°
„ Unterseite	0,385	Etwas nebelig
„ Oberseite	0,44	
Schwammparenchym	0,619	
Palisadenparenchym	0,822	

Beleg 51.  
Blattspreite.

9. IV. 13. 9 <sup>30</sup> a		Bemerkungen
Epidermis, Mittelnerv, Unterseite	0,52	T = 1°
„ Unterseite	0,42	Nebel
„ Oberseite	0,52	W = stark
Schwammparenchym	0,638	
Palisadenparenchym	0,787	

Beleg 52.  
Blattspreite.

10. IV. 13. 9 <sup>30</sup> a		Bemerkungen
Epidermis, Mittelnerv, Unterseite	0,44	T = 6°
„ Unterseite	0,455	Nebel
„ Oberseite	0,46	
Schwammparenchym	0,675	
Palisadenparenchym	0,822	

Beleg 53.  
Blattspreite.

11. IV. 13. 9 <sup>h</sup> a		Bemerkungen
Epidermis, Mittelnerv, Unterseite	0,42	T = 5°
„ Unterseite	0,385	W = schwach
„ Oberseite	0,46	R = mittel
Schwammparenchym	0,60	
Palisadenparenchym	0,787	

## Beleg 54.

## Blattspreite.

12. IV. 13. 9 <sup>15</sup> a		Bemerkungen
Epidermis, Mittelnerv, Unterseite	0,44	T = 1,5°
„ Unterseite	0,42	W = stark
„ Oberseite	0,44	Regen u. Schnee
Schwammparenchym	0,581	
Palisadenparenchym	0,761	

## Beleg 55.

## Blattspreite.

14. IV. 13. 9 <sup>15</sup> a		Bemerkungen
Epidermis, Mittelnerv, Unterseite	0,48	T = - 1°
„ Unterseite	0,42	W = schwach
„ Oberseite	0,50	Starke Insolation
Schwammparenchym	0,694	
Palisadenparenchym	0,84	

## Beleg 56.

## Blattspreite.

15. IV. 13. 9 <sup>h</sup> a		Bemerkungen
Epidermis, Mittelnerv, Unterseite	0,46	T = 0,5°
„ Unterseite	0,42	W = schwach
„ Oberseite	0,50	Insolation
Schwammparenchym	0,714	
Palisadenparenchym	0,84	

## Beleg 57.

## Achsenorgane.

16. IV. 13. 8 <sup>h</sup> a	Blatt- stiel	Stengel		Wurzel		Bemerkungen
		oben	unten	basal	apikal	
Epidermis	0,431	0,431	0,562	—	—	T = 8,5°
Außenrinde	0,50	0,495	0,607	0,44	0,51	W = schwach
Innenrinde	0,52	0,509	0,63	0,48	0,552	Sonnenschein
Geleitzellen	0,569	0,562	0,585	0,54	0,542	
Kambium	0,547	0,54	0,562	0,562	0,547	
Hadromparenchym	0,538	0,585	0,652	0,589	0,589	
Markzellen	—	0,495	0,54	—	—	

## Beleg 58.

## Blattspreite.

16. IV. 13. 10 <sup>h</sup> a		Bemerkungen
Epidermis, Mittelnerv, Unterseite	0,42	T = 8°
„ Unterseite	0,437	Föhnig
„ Oberseite	0,42	Sonnenschein
Schwammparenchym	0,694	
Palisadenparenchym	0,857	



Beleg 59.  
Blattspreite.

17. IV. 13. 9h a		Bemerkungen
Epidermis, Mittelnerv, Unterseite	0,42	T = 7,5°
" Unterseite	0,42	W = stark
" Oberseite	0,44	R = stark
Schwammparenchym	0,656	
Palisadenparenchym	0,805	

Beleg 60.  
Blattspreite.

18. IV. 13. 9h a		Bemerkungen
Epidermis, Mittelnerv, Unterseite	0,46	T = 6°
" Unterseite	0,455	W = schwach
" Oberseite	0,50	Bedeckt
Schwammparenchym	0,656	
Palisadenparenchym	0,805	

Beleg 61.  
Siehe Tabelle 10. Messung 19. IV. 13.

Beleg 62.  
Blattspreite.

21. IV. 13. 10h a		Bemerkungen
Epidermis, Mittelnerv, Unterseite	0,48	T = 4°
" Unterseite	0,402	W = schwach
" Oberseite	0,50	R = etwas
Schwammparenchym	0,694	
Palisadenparenchym	0,884	

Beleg 63.  
Tägliche Periode von Stengel und Wurzel.

21./22. IV. 13	5h a	8h a	11h a	2h p	5h p	8h p	11h p	2h a	5h a
Stengel (Mitte)									
Epidermis	0,54	0,56	0,58	0,62	0,56	0,50	0,48	0,50	0,52
Außenrinde	0,619	0,581	0,525	0,544	0,562	0,581	0,60	0,60	0,581
Innenrinde	0,60	0,544	0,562	0,581	0,544	0,525	0,506	0,525	0,506
Geleitzellen	0,607	0,585	0,562	0,585	0,607	0,607	0,585	0,585	0,562
Kambium	0,585	0,607	0,607	0,607	0,585	0,562	0,562	0,585	0,585
Hadromparenchym	0,675	0,698	0,72	0,698	0,675	0,67	0,67	0,648	0,648
Markzellen	0,517	0,517	0,517	0,562	0,517	0,495	0,495	0,517	0,495
Wurzel (Mitte)									
Außenrinde	0,41	0,41	0,41	0,469	0,45	0,431	0,431	0,41	0,41
Innenrinde	0,431	0,45	0,45	0,487	0,487	0,487	0,487	0,469	0,45
Geleitzellen	0,517	0,54	0,54	0,54	0,585	0,607	0,607	0,585	0,562
Kambium	0,54	0,562	0,562	0,562	0,54	0,54	0,517	0,54	0,54
Hadromparenchym	0,562	0,54	0,585	0,585	0,54	0,54	0,517	0,517	0,516
T	2°	4°	11°	16°	13°	11,5°	11°	6°	4,5°
W	—	schw.	schw.	schw.	schw.	—	schw.	schw.	schw.
Sonst. Bemerkungen	be- deckt	be- deckt	R	R	R	R	be- deckt	R	be- deckt

Beleg 64.  
Blattspreite.

22. IV. 13. 9 <sup>15</sup> a		Bemerkungen
Epidermis, Mittelnerv, Unterseite	0,44	T = 11°
„ Unterseite	0,437	Bedeckt
„ Oberseite	0,46	
Schwammparenchym	0,731	
Palisadenparenchym	0,817	

Beleg 65.  
Tägliche Schwankung des osm. Wertes im Blattstiel.

23./24. IV 13	5h a	8h a	11h a	2h p	5h p	8h p	11h p	2h a	5h a
Epidermis	0,469	0,487	0,487	0,525	0,506	0,487	0,487	0,45	0,45
Außenrinde	0,487	0,506	0,525	0,544	0,506	0,506	0,487	0,469	0,469
Innenrinde	0,506	0,544	0,544	0,581	0,581	0,544	0,525	0,506	0,469
Geleitzellen	0,562	0,562	0,585	0,607	0,585	0,562	0,54	0,54	0,54
Kambium	0,569	0,569	0,591	0,613	0,591	0,591	0,569	0,569	0,569
Hadromparenchym	0,538	0,538	0,56	0,577	0,577	0,56	0,56	0,538	0,538
T	12°	14°	19°	20°	20,5°	19°	17,5°	14°	11,5°
W	etwas	etwas	etwas	etwas	etwas	etwas	etwas	etwas	—
Sonst. Bemerkungen	—	—	be- deckt	be- deckt	be- deckt	Regen	R	R	R

Beleg 66.  
Blattspreite.

22. IV. 13. 2 <sup>15</sup> p		Bemerkungen
Epidermis, Mittelnerv, Unterseite	0,48	T = 19°
„ Unterseite	0,455	Föhnig (W = schwach)
„ Oberseite	0,54	Sonnenschein
Schwammparenchym	0,714	
Palisadenparenchym	0,80	

Beleg 67.  
Blattspreite.

23. IV. 13. 9h a		Bemerkungen
Epidermis, Mittelnerv, Unterseite	0,44	T = 8°
„ Unterseite	0,367	W = schwach
„ Oberseite	0,46	R
Schwammparenchym	0,694	
Palisadenparenchym	0,852	

Beleg 68.  
Blattspreite.

24. IV. 13. 8 <sup>30</sup> a		Bemerkungen
Epidermis, Mittelnerv, Unterseite	0,40	T = 10°
„ Unterseite	0,402	R
„ Oberseite	0,40	
Schwammparenchym	0,694	
Palisadenparenchym	0,906	

## Beleg 69.

Blattspreite<sup>1)</sup> in verschiedener Höhe. 25. IV. 13. 4<sup>h</sup> p.

Nummerierung	Mittelnerv- unterseite	Epidermis		Schwamm- parenchym	Palisaden- parenchym
		Unterseite	Oberseite		
1 (Blattspitze)	0,38	0,367	0,40	0,656	0,875
2	0,40	0,385	0,42	0,675	0,875
3	0,40	0,385	0,44	0,714	0,875
4	0,42	0,385	0,46	0,714	0,875
5 (Blattgrund)	0,42	0,367	0,46	0,714	0,84
a (Blattrand)		0,367	0,46	0,714	0,91
b		0,367	—	—	0,875
c		0,385	0,44	—	0,875
d (Mittelnerv)	R =	0,367	0,40	0,656	0,84
T = 7°	schwach				

## Beleg 70.

Blattspreite.

25. IV. 13. 9 <sup>h</sup> a		Bemerkungen
Epidermis, Mittelnerv, Unterseite	0,40	T = 6°
„ Unterseite	0,42	W = schwach
„ Oberseite	0,42	R
Schwammparenchym	0,694	
Palisadenparenchym	0,923	

## Beleg 71.

Rindenzellen<sup>2)</sup> des Blattstiels auf der morph. Unterseite.

25. IV. 13	1. Messung	2. Messung	Bemerkungen
1	0,50	0,50	} Äußere Rinde
2	0,50	0,48	
3	0,48	0,50	
4	0,50	0,52	
5	0,52	0,52	} Innere Rinde
6	0,54	0,54	
7	0,52	0,52	

## Beleg 72.

Siehe Tabelle 2. Messung 25. IV. 13.

<sup>1)</sup> Die Blattspreite ist der Länge nach in ungefähr gleichen Abständen von deren Spitze (1) zur Basis (5) und in gleichen Breiteabständen (in der Mitte zwischen Spitze und Basis gemessen) vom Rand (d) zum Mittelnerven (a) hin gemessen worden.

<sup>2)</sup> Vergl. Bemerkungen zu Beleg 44.

## Beleg 73.

## Wurzel.

25. IV. 13. 8h p	An der Spitze	Unter der Mitte	Über der Mitte	Nahe am Stengel
Außenrinde	0,45	0,431	0,489	0,482
Innenrinde	0,487	0,487	0,552	0,503
Geleitzellen	0,469	0,585	0,562	0,562
Kambium	—	0,585	0,54	0,54
Hadromparenchym	—	0,585	0,562	0,562

## Beleg 74.

## Blattspreite.

26. IV. 13. 9h a		Bemerkungen
Epidermis, Mittelnerv, Unterseite	0,40	T = 14°
„ Unterseite	0,385	R
„ Oberseite	0,40	
Schwammparenchym	0,614	
Palisadenparenchym	0,884	

## Beleg 75.

## Blattstiel.

26. IV. 13. 9h a	Oben	Mitte	Unten
Epidermis	0,41	0,431	0,45
Außenrinde	0,56	0,56	0,577
Innenrinde	0,56	0,577	0,577
Geleitzellen	0,56	0,56	0,56
Kambium	0,56	0,56	0,585
Hadromparenchym	0,585	0,585	0,585

## Beleg 76.

## Stengel.

26. IV. 13. 2h p	Oben	Über der Mitte	Unter der Mitte	Unten	Bemerkungen
Epidermis	0,41	0,517	0,54	0,562	T = 15°
Außenrinde	0,495	0,652	0,652	0,63	
Innenrinde	0,525	0,63	0,652	0,652	
Geleitzellen	0,562	0,562	0,562	0,562	
Kambium	0,54	0,562	0,562	0,562	
Hadromparenchym	0,607	0,607	0,63	0,652	
Markzellen	0,54	0,517	0,54	0,562	

## Beleg 77.

## Blattspreite.

28. IV. 13. 10 <sup>30</sup> p		Bemerkungen
Epidermis, Mittelnerv, Unterseite	0,42	T = 21°
„ Unterseite	0,367	Feuchter Boden
„ Oberseite	0,44	
Schwammparenchym	0,638	
Palisadenparenchym	0,833	



Beleg 78.  
Blattspreite.

28. IV. 13. 2 <sup>30</sup> p		Bemerkungen
Epidermis, Mittelnerv, Unterseite	0,44	T = 28°
„ Unterseite	0,42	Sonnenschein
„ Oberseite	0,44	
Schwammparenchym	0,656	
Palisadenparenchym	0,817	

Beleg 79.  
Blattspreite

29. IV. 13. 9 <sup>h</sup> a		Bemerkungen
Epidermis, Mittelnerv, Unterseite	0,42	T = 18°
„ Unterseite	0,437	W = etwas
„ Oberseite	0,44	R
Schwammparenchym	0,694	
Palisadenparenchym	0,833	

Beleg 80.  
Blattspreite.

2. V. 13. 10 <sup>h</sup> a		Bemerkungen
Epidermis, Mittelnerv, Unterseite	0,44	T = 8°
„ Unterseite	0,455	R
„ Oberseite	0,48	
Schwammparenchym	0,714	
Palisadenparenchym	0,756	

Beleg 81.  
Blattspreite.

5. V. 13. 9 <sup>h</sup> a		Bemerkungen
Epidermis, Mittelnerv, Unterseite	0,44	T = 10°
„ Unterseite	0,367	R
„ Oberseite	0,44	
Schwammparenchym	0,694	
Palisadenparenchym	0,709	

Beleg 82.  
Blattspreite.

9. V. 13. 10 <sup>h</sup> a		Bemerkungen
Epidermis, Mittelnerv, Unterseite	0,38	T = 15,5°
„ Unterseite	0,35	W = schwach
„ Oberseite	0,42	Sonnenschein
Schwammparenchym	0,694	
Palisadenparenchym	0,695	

Beleg 83.  
Blattspreite.

10. V. 13. 9h a		Bemerkungen
Epidermis, Mittelnerv, Unterseite	0,40	T = 14°
" Unterseite	0,334	W = etwas
" Oberseite	0,40	Bedeckt
Schwammparenchym	0,714	
Palisadenparenchym	0,695	

Beleg 84.  
Blattspreite.

23. V. 13. 9h a		Bemerkungen
Epidermis, Mittelnerv, Unterseite	0,38	T = 15°
" Unterseite	0,385	W = schwach
" Oberseite	0,38	R
Schwammparenchym	0,675	
Palisadenparenchym	0,742	

Beleg 85.  
Blattspreite.

26. V. 13	11h a	3h p	6h p
Epidermis, Mittelnerv, Unterseite	0,40	0,36	0,40
" Unterseite	0,332 (?)	0,453	0,455
" Oberseite	0,42	0,44	0,44
Schwammparenchym	0,544	0,581	0,581
Palisadenparenchym	0,84	0,857	0,892
T	19,5°	24°	20°
W	—	—	—
Sonstige Bemerkungen	bedeckt	Sonnenschein	bedeckt
Blattstiel, Stengel und Wurzel Tab. 43.			

Beleg 86.  
Blattspreite.

27. V. 13	12h	5h a	9h a	5h p
Epidermis, Mittelnerv, Unterseite	0,42	0,34	0,36	0,44
" Unterseite	0,42	0,385	0,431	0,385
" Oberseite	0,44	0,42	0,48	0,453
Schwammparenchym	0,508	0,509	0,509	0,527
Palisadenparenchym	0,822	0,822	0,84	0,875
T	11°	10°	14°	19°
W	—	etwas	etwas	—
Sonstige Bemerkungen	—	—	bedeckt	bedeckt

# Beleg 87.

## Blattspreite.

28. V. 13. 9h a		Bemerkungen
Epidermis, Mittelnerv, Unterseite	0,34	T = 17°
" Unterseite	0,35	W = stark
" Oberseite	0,36	Sonnenschein
Schwammparenchym	0,495	
Palisadenparenchym	0,822	

# Beleg 88.

## Blattstiel. 5. IV. 13. 9h a.

	I. Untersuchung						II. Untersuchung		
	Morpholog. Epi- dermis	Unterseite Außen- rinde	Innen- rinde	Morphol. Epi- dermis	Oberseite Außen- rinde	Innen- rinde	Morphol. Außen- rinde	Unterseite Mittel- rinde	Innen- rinde
1 <sup>1)</sup>	0,356	0,48	0,50	0,375	0,50	0,52	0,46	0,48	0,52
2	0,337	0,46	0,50	0,356	0,48	0,50	0,44	0,48	0,54
3	0,337	0,48	0,46	0,337	0,48	0,48	0,46	0,48	0,54
4	0,30	0,46	0,46	0,337	0,46	0,48	0,46	0,50	0,54

T = 14,5°; bedeckt.

# Beleg 89.

Siehe Tabelle 18. Messung 7. VI. 13. 2h p.

# Beleg 90.

Siehe Tabelle 19. Messung 11. VI. 13. 10h a.

# Beleg 91.

Siehe Tabelle 4. Messung 11. VI. 13. 2h p.

# Beleg 92.

## Blattspreite.

14. VI. 13. 9h a		Bemerkungen
Epidermis, Mittelnerv, Unterseite	0,40	T = 18°
" Unterseite	0,402	W = stark
" Oberseite	0,46	Sonnenschein
Schwammparenchym	0,638	
Palisadenparenchym	0,742	

# Beleg 93.

## Stengel (Mitte).

14. VI. 13. 11h a		Bemerkungen
Epidermis	0,356	T = 23°
Außenrinde	0,396	W = stark
Mittelinrinde	0,453	Sonnenschein
Innenrinde	0,471	
Kambium	0,585	

<sup>1)</sup> Von der Spitze (1) des Blattstiel bis zur Basis (4) desselben.

## Beleg 94.

## Blattspreite.

16. VI. 13. 10 <sup>h</sup> a		Bemerkungen
Epidermis, Mittelnerv, Unterseite	0,40	T = 20°
" Unterseite	0,42	W = schwach
" Oberseite	0,44	Sonnenschein
Schwammparenchym	0,619	
Palisadenparenchym	0,80	

## Beleg 95.

## Blattspreite.

21. VI. 13. 9 <sup>h</sup> a		Bemerkungen
Epidermis, Mittelnerv, Unterseite	0,42	T = 15°
" Unterseite	0,402	W = etwas
" Oberseite	0,44	R
Schwammparenchym	0,638	
Palisadenparenchym	0,76	

## Beleg 96.

## Achsenorgane. 23. VI. 13.

Zeit der Messung	11 <sup>h</sup> a	2 <sup>h</sup> p	3 <sup>30</sup> p	8 <sup>30</sup> a	Bemerkungen
	Blattstiel	Stengel Blattreg.	Unten	Wurzel bas. Partie	
Epidermis	0,356	0,425	0,45	—	T = {a: 11° p: 21° W = schwach Sonnenschein
Außenrinde	0,38	0,54	0,585	0,404	
Mittlerinde	0,48	0,54	0,562	0,51	
Innenrinde	0,52	0,517	0,562	0,552	
Geleitzellen	0,54	0,585	0,562	0,562	
Kambium	0,585	0,562	0,585	0,54	
Hadromparenchym	0,517	0,607	0,607	0,585	
Markzellen	—	0,489	0,51	—	
Epidermis, Wurzelspitze	—	—	—	0,508	

## Beleg 97.

## Blattspreite.

8. VII. 13. 8 <sup>30</sup> p		Bemerkungen
Epidermis, Mittelnerv, Unterseite	0,42	T = 14°
" Unterseite	0,367	Bedeckt
" Oberseite	0,40	
Schwammparenchym	0,506	
Palisadenparenchym	0,822	

## Beleg 98.

## Blattspreite.

8. VII. 13. 2 <sup>30</sup> p		Bemerkungen
Epidermis, Mittelnerv, Unterseite	0,44	T = 10°
" Unterseite	0,455	W = stark
" Oberseite	0,48	R
Schwammparenchym	0,544	
Palisadenparenchym	0,822	



## Beleg 99.

## Blattstiel.

8. VII. 13. 9 <sup>30</sup> a		Bemerkungen
Epidermis	0,394	Wie Beleg 98
Außenrinde	0,46	
Innenrinde	0,44	
Geleitzellen	0,54	
Kambium	0,54	
Hadromparenchym	0,585	

## Beleg 100.

## Blattstiel.

8. VII. 13. 3 <sup>h</sup> p		Bemerkungen
Epidermis	0,468	Wie Beleg 98
Außenrinde	0,48	
Innenrinde	0,46	
Geleitzellen	0,54	
Kambium	0,54	
Hadromparenchym	0,562	

## Beleg 101.

Siehe Tabelle 3. Messung 8. VII. 13. a.

## Beleg 102.

## Blattspreite.

9. VII. 13. 8 <sup>h</sup> a		Bemerkungen
Epidermis, Mittelnerv, Unterseite	0,38	T = 11° W = stark R
„ Unterseite	0,385	
„ Oberseite	0,36	
Schwammparenchym	0,525	
Palisadenparenchym	0,787	

## Beleg 103.

## Achsenorgane

9. VII. 13.	Blatt- stiel	Stengel			Pfahl- wurzel (Mitte)	Seitenwurzel		
		oben	Mitte	unten		basal	Mitte	apikal
Epidermis	0,417	0,431	0,45	0,45	—	—	—	—
Außenrinde	0,44	0,417	0,38	0,45	0,489	0,531	0,41	0,319
Innenrinde	0,46	0,435	0,40	0,472	0,552	0,552	0,447	0,435
Geleitzellen	0,517	0,562	0,54	0,54	0,562	0,585	0,585	—
Kambium	0,54	0,565	0,562	0,54	0,54	0,585	0,516	—
Hadromparenchym	0,54	0,495	0,495	0,562	0,54	0,517	0,538	—
Markzellen	—	0,45	0,382	0,45	0,562	—	—	—
Epiderm., Wurzelsp.	—	—	—	—	—	—	—	0,508

T = 16°; W = 0, seit 6. VII. heftige Regen.

Beleg 104.  
Blattspreite.

11. VII. 13. 9 <sup>h</sup> a		Bemerkungen
Epidermis, Mittelnerv, Unterseite	0,48	T = 15°
„ Unterseite	0,385	W = schwach
„ Oberseite	0,42	R
Schwammparenchym	0,469	
Palisadenparenchym	0,77	

Beleg 105.  
Blattstiel.

11. VII. 13. 10 <sup>h</sup> a		Bemerkungen
Epidermis	0,467	Siehe Beleg 104
Außenrinde	0,48	
Innenrinde	0,48	
Geleitzellen	0,517	
Kambium	0,562	
Hadromparenchym	0,54	

Beleg 106.  
Blattspreite.

15. VII. 13. 10 <sup>h</sup> a		Bemerkungen
Epidermis, Mittelnerv, Unterseite	0,38	T = 16°
„ Unterseite	0,367	W = stark
„ Oberseite	0,40	Bedeckt
Schwammparenchym	0,544	
Palisadenparenchym	0,70	

Beleg 107.  
Blattstiel.

15. VII. 13. 1 <sup>30</sup> p		Bemerkungen
Epidermis	0,41	Siehe Beleg 106
Außenrinde	0,46	
Innenrinde	0,48	
Geleitzellen	0,472	
Kambium	0,54	
Hadromparenchym	0,45	

Beleg 108.  
Blattspreite.

22. VII. 13. 9 <sup>h</sup> a		Bemerkungen
Epidermis, Mittelnerv, Unterseite	0,50	T = 16°
„ Unterseite	0,367	W = schwach
„ Oberseite	0,48	Bedeckt
Schwammparenchym	0,544	
Palisadenparenchym	0,77	

### Beleg 109. Achsenorgane

22. VII.	Blattstiel	Stengel		Hauptwurzel (Mitte)	Faserwurzel (Mitte)
		oben	unten		
Epidermis	0,394	0,382	0,425	—	—
Außenrinde	0,46	0,472	0,472	0,531	0,425
Innenrinde	0,42	0,45	0,45	0,531	0,472
Geleitzellen	0,585	0,562	0,552	0,63	0,607
Kambium	0,585	0,552	0,552	0,472	0,466
Hadromparenchym	0,472	0,517	0,495	0,495	0,54
Markzellen	—	0,435	0,495	—	—

T = 15,50; W = schwach; R = 0; am 22. VII. abwechselnd bewölkt und sonnig.

### Beleg 110. Blattspreite.

30. VII. 13. 8 <sup>30</sup> a		Bemerkungen
Epidermis, Mittelnerv, Unterseite	0,46	T = 12,50
„ Unterseite	0,35	W = stark
„ Oberseite	0,40	Sonnenschein
Schwammparenchym	0,509	
Palisadenparenchym	0,753	

### Beleg 111. Blattstiel.

30. VII. 13. 9 <sup>h</sup> a		Bemerkungen
Epidermis	0,394	Siehe Beleg 110
Außenrinde	0,46	
Innenrinde	0,44	
Geleitzellen	0,45	
Kambium	0,495	
Hadromparenchym	0,425	

### Beleg 112. Blattspreite.

30. VII. 13. 11 <sup>h</sup> a		Bemerkungen
Epidermis, Mittelnerv, Unterseite	0,48	T = 160
„ Unterseite	0,402	Sonnenschein
„ Oberseite	0,38	W = stark
Schwammparenchym	0,60	
Palisadenparenchym	0,822	

### Beleg 113. Blattstiel.

30. VII. 13. 2 <sup>h</sup> p		Bemerkungen
Epidermis	0,337	T = 170
Außenrinde	0,48	Sonnenschein
Innenrinde	0,52	W = schwach
Geleitzellen	0,517	
Kambium	0,54	
Hadromparenchym	0,517	

## Beleg 114.

## Blattspreite.

31. VII. 13. 11 <sup>h</sup> a		Bemerkungen
Epidermis, Mittelnerv, Unterseite	0,52	T = 18
„ Unterseite	0,402	W = schwach
„ Oberseite	0,42	Bedeckt
Schwammparenchym	0,581	
Palisadenparenchym	0,84	

## Beleg 115.

Siehe Tabelle 19. Messung 31. VII. 13. 2<sup>h</sup> p.

## Beleg 116.

## Wurzel (Mitte).

5. VIII. 13.	6 <sup>h</sup> a	8 <sup>30</sup> a	11 <sup>h</sup> a	2 <sup>h</sup> p	5 <sup>h</sup> p	8 <sup>h</sup> p	11 <sup>h</sup> p
Faserwurzel.							
Außenrinde	0,359	0,382	0,466	0,489	0,447	0,382	0,359
Innenrinde	0,404	0,489	0,489	0,51	0,489	0,439	0,382
Geleitzellen	0,607	0,63	0,652	0,652	0,63	0,63	0,585
Kambium	0,585	0,562	0,585	0,585	0,63	0,585	0,585
Hadromparenchym	0,495	0,517	0,54	0,562	0,54	0,54	0,517
Wurzelspitze.							
Epidermis, Spitze	0,508	0,49	0,508	0,525	0,508	0,49	0,49
„ weiter zurück	0,508	0,525	0,543	0,543	0,525	0,508	0,508
Wurzelhaar	0,508	0,525	0,522	0,543	0,57	0,543	0,508

## Beleg 117.

## Blattspreite.

5. VIII. 13. 2 <sup>h</sup> p		Bemerkungen
Epidermis, Mittelnerv, Unterseite	0,52	T = 24,50
„ Unterseite	0,42	W = etwas
„ Oberseite	0,48	Sonnenschein
Schwammparenchym	0,525	
Palisadenparenchym	0,875	

## Beleg 118.

Siehe Tabelle 18. Messung 17. VIII. 13. 8<sup>h</sup> a.

## Beleg 119.

## Markzellen des Stengels.

17. VIII. 13. 4 <sup>h</sup> p		Bemerkungen
1 <sup>1)</sup>	0,568	
2	0,613	
3	0,587	
4	0,613	
5	—	

1) Von außen nach innen.



Beleg 120.  
Blattspreite

19. VIII. 13. 8 <sup>h</sup> a		Bemerkungen
Epidermis, Mittelnerv, Unterseite	0,50	T = 17 <sup>o</sup>
„ Unterseite	0,42	W = stark
„ Oberseite	0,40	R
Schwammparenchym	0,508	
Palisadenparenchym	0,875	

Beleg 121.  
Achsenorgane.

19. VIII. 13	Blattstiel	Stengel		Wurzel	
		oben	unten	basal	apikal
Epidermis	0,487	0,585	0,585	—	—
Außenrinde	0,52	0,585	0,585	0,577	0,489
Innenrinde	0,48	0,54	0,562	0,617	0,531
Geleitzellen	0,675	0,652	0,675	0,675	0,652
Kambium	0,607	0,552	0,577	0,63	0,63
Hadromparenchym	0,585	0,585	0,607	0,569	0,549
Markzellen	—	0,562	0,562	—	—

Beleg 122.  
Blattspreite.

29. VIII. 13. 4 <sup>h</sup> p		Bemerkungen
Epidermis, Mittelnerv, Unterseite	0,54	T = 26 <sup>o</sup>
„ Unterseite	0,508	W = schwach
„ Oberseite	0,52	
Schwammparenchym	0,619	
Palisadenparenchym	0,893	

Beleg 123.  
Blattspreite.

19. IX. 13. 8 <sup>h</sup> a		Bemerkungen
Epidermis, Mittelnerv, Unterseite	0,56	T = 7 <sup>o</sup>
„ Unterseite	0,437	W = schwach
„ Oberseite	0,48	
Schwammparenchym	0,638	
Palisadenparenchym	0,945	

Beleg 124.  
Achsenorgane.

19. IX. 13	Blattstiel	Stengel		Wurzel	
		oben	unten	basal	apikal
Epidermis	0,562	0,607	0,585	—	—
Außenrinde	0,54	0,585	0,698	0,655	0,577
Innenrinde	0,58	0,63	0,698	0,699	0,636
Geleitzellen	0,676	0,607	0,652	0,675	0,63
Kambium	0,634	0,607	0,652	0,675	0,63
Hadromparenchym	0,617	0,63	0,675	0,698	0,63
Markzellen	—	0,595	0,62	—	—
Epidermis d. Wurzelsp.	—	—	—	—	0,56

## Beleg 125

Siehe Tabelle 18. Messung 23. X. 13. 9<sup>h</sup> a.

## Beleg 126.

Achsenorgane.

23. X. 13	Blattstiel	Stengel		Wurzel	
		oben	unten	basal	apikal
Epidermis	0,431	0,562	0,63	—	—
Außenrinde	0,48	0,585	0,652	0,607	0,562
Innenrinde	0,54	0,607	0,652	0,652	0,607
Geleitzellen	0,652	0,675	0,695	0,698	0,675
Kambium	0,489	0,585	0,607	0,607	0,652
Hadromparenchym	0,538	0,63	0,63	0,695	0,652
Markzellen	—	0,585	0,63	—	—

## Beleg 127.

Blattspreiten.

30. X. 13. Zeit der Messung	10 <sup>h</sup> a	6 <sup>h</sup> p	9 <sup>h</sup> p
Epidermis, Mittelnerv, Unterseite	0,44	0,44	0,44
„ Unterseite	0,455	0,473	0,437
„ Oberseite	0,46	0,46	0,44
Schwammparenchym	0,62	0,64	0,56
Palisadenparenchym	0,927	0,927	0,875
T	110	14,50	110
W	Föhn	Föhn	Föhn
Sonstige Bemerkungen	Bedeckt	Bedeckt	Bedeckt

## Beleg 128.

Verschiedene Epidermen. 5. XI. 13. 2<sup>h</sup> p.

	Blatt- mittelnerv	Blattstiel		Stengel	Be- merkungen
		Morph. Unterseite	Morph. Oberseite		
1 <sup>1)</sup>	0,44	0,45	0,41	0,562	T = 120
2	0,44	0,431	0,41	0,585	Bedeckt
3	0,46	0,45	0,431	0,585	W = mittel
4	0,46	0,469	0,431	0,607	
5	0,48	0,487	0,45	0,652	

<sup>1)</sup> Immer von der Spitze (1) bis zur Basis des betr. Teils gemessen.

## Beleg 129.

Junges Hochblatt.

12. XI. 13. 2 <sup>h</sup> p	Bemerkungen
Epidermis, Oberseite	0,44 T = 90
„ Unterseite	0,367 Bedeckt
Schwammparenchym	0,525 R = schwach
Palisadenparenchym	0,857

Beleg 130.  
Junge Stengel. 12. XI. 13.

Zeit der Messung	1 h p	4 h p	Bemerkungen
Epidermis	0,375	0,431	W = etwas um 10 p
Außenrinde	0,453	0,453	W = stark um 40 p
Innenrinde	0,435	0,453	
Geleitzellen	0,538	0,562	
Kambium	0,569	0,569	
Hadromparenchym	0,569	0,569	
Markzellen	0,495	0,517	

Beleg 131.  
Stengelrindenzellen (Mitte). 12. XI. 13. 5<sup>h</sup> p.

I. Messung		II. Messung	
1 — 4	0,675	1 — 3	0,594
5 — 6	0,675	4 — 6	0,56
7 — 9	0,652	7 — 8	0,577
10 — 13	0,63	9 — 12	0,617

Beleg 132.  
Perianthblätter und Hochblatt.

12. XI. 13. p	Äußeres Perianthbl.	Inneres Perianthbl.	Hochblatt	Bemerkungen
Äußere Epidermis	0,382	0,382	0,42	T = 5,50
Innere "	0,344	0,382	0,431	W = schwach
Parenchym "	0,41	0,394	0,437	R = stark

Beleg 133.  
Junge Blattspreite.

17. XI. 13. 10 <sup>30</sup> a			Bemerkungen
Epidermis, Oberseite	0,44		T = 8,50
" Unterseite	0,367		W = schwach
Schwammparenchym	0,473		Bedeckt
Palisadenparenchym	0,84		

Beleg 134.  
Achsenorgane.

17. XI. 13.	Blattstiel		Stengel				Wurzel	
	oben	unten	oben	üb. d. Mitte	unt. d. Mitte	unten	basal	apikal
Epidermis	0,41	0,45	0,41	0,517	0,517	0,495	—	—
Außenrinde	0,52	0,56	0,471	0,54	0,562	0,585	0,681	0,60
Innenrinde	0,56	0,60	0,495	0,562	0,54	0,562	0,619	0,60
Geleitzellen	0,591	0,569	0,552	0,63	0,607	0,54	0,63	0,585
Kambium	0,569	0,547	0,531	0,585	0,54	0,517	0,585	0,562
Hadromparenchym	0,516	0,594	0,466	0,607	0,54	0,54	0,652	0,607
Markzellen	—	—	0,44	0,495	0,472	0,495	—	—
Epiderm. d. Wurzelsp.	—	—	—	—	—	—	—	0,577

Bemerkungen: T zwischen 80 und 10,50; W = schwach.

## Beleg 135.

Epidermis an der Spitze des Blattstiels (je 3 Messungen).

4. XII. 13.	9h a	Blattgelenk			Neben d. Blattgelenk			Bemerkungen
Morph.	Unterseite	0,45	0,487	0,487	0,506	0,506	0,506	T = 80
	Oberseite	0,469	0,506	0,506	0,525	0,525	0,506	W = stark R = stark

## Beleg 136.

„Blattgelenk“ (gebogen).

6. XII. 13	I. Messung		II. Messung		Bemerkungen
	oben	unten	oben	unten	
Außenrinde <sup>1)</sup>	0,66	0,58	0,68	0,58	T = 30
Mittelinrinde <sup>2)</sup>	0,64	0,56	0,66	0,60	W = stark
Innenrinde <sup>3)</sup>	0,591	0,569	0,613	0,569	R = stark

## Beleg 137.

Blatt„gelenk“.

10. XII. 13	I. Messung				II. Messung				Bemerkungen
	gebogen		gerade		gebogen		gerade		
	oben	unt.	oben	unt.	oben	unt.	oben	unt.	
Außenrinde	0,68	0,60	0,62	0,58	0,68	0,54	0,66	0,54	T = 70
Mittelinrinde	0,66	0,62	0,60	0,58	0,64	0,56	0,64	0,56	Föhnig
Innenrinde	0,64	0,62	0,58	0,58	0,62	0,58	0,62	0,56	R = schwach
Leptoparenchym.	—	0,678	—	0,655	—	0,656	—	0,634	
Leitparenchym	0,70	—	0,655	—	0,656	—	0,655	—	

## Beleg 138.

Gebogenes Blatt„gelenk“.

11. XII. 13	I. Messung		II. Messung		III. Messung		Bemerkungen
	oben	unten	oben	unten	oben	unten	
Außenrinde	0,66	0,52	0,62	0,54	0,70	0,56	T = 60
Mittelinrinde	0,64	0,54	0,62	0,56	0,68	0,60	W = schwach
Innenrinde	0,62	0,56	0,58	0,58	0,62	0,60	Bedeckt
Leptoparenchym	—	0,656	—	0,634	—	0,634	
Leitparenchym	0,678	—	0,566	—	0,678	—	

## Beleg 139.

Blatt„gelenk“.

13. XII. 13	I. Messung				II. Messung				Bemerkungen
	gebogen		gerade		gebogen		gerade		
	oben	unt.	oben	unt.	oben	unt.	oben	unt.	
Außenrinde	0,70	0,58	0,58	0,58	0,72	0,54	0,74	0,58	T = 40
Mittelinrinde	0,68	0,62	0,58	0,56	0,70	0,56	0,72	0,60	Bedeckt
Innenrinde	0,66	0,64	0,56	0,56	0,66	0,60	0,66	0,62	
Leptoparenchym.	—	0,656	—	—	—	0,678	—	0,63	
Leitparenchym	0,678	—	0,63	—	0,678	—	0,678	—	

<sup>1)</sup> Die äußern 2 Zellschichten des Rindenparenchyms.<sup>2)</sup> Mittlere Schichten der Rinde.<sup>3)</sup> Innere 2 Schichten des Rindenparenchyms.



Beleg 140.  
Blattspreite.

16. XII. 13	Direkt am Stiel	Mitte	Bemerkungen
Epidermis, Mittelnerv, Unterseite	0,56	0,58	T = 0°
„ Unterseite	0,42	0,402	W = schwach
„ Oberseite	0,52	0,48	Bedeckt
Schwammparenchym	0,648	0,612	
Palisadenparenchym	0,875	0,892	

Beleg 141.  
Blattspreite.

26. XII. 13. 10 <sup>h</sup> a		Bemerkungen
Epidermis, Mittelnerv, Unterseite	0,50	T = -2°
„ Unterseite	0,42	
„ Oberseite	0,48	
Schwammparenchym	0,63	
Palisadenparenchym	0,892	

Beleg 142:  
Achsenorgane.

26. XII. 13	Blattstiel	Stengel		Wurzel		Bemerkungen
		oben	innen	basal	apikal	
Epidermis	0,506	0,585	0,698	—	—	T = -4
Außenrinde	0,56	0,525	0,632	0,51	0,585	Schnee
Innenrinde	0,56	0,544	0,675	0,531	0,652	
Geleitzellen	0,525	0,577	0,54	0,562	0,54	
Kambium	0,569	0,538	0,54	0,607	0,585	
Hadromparenchym	0,474	0,577	0,607	0,54	0,54	
Markzellen	—	0,489	0,517	—	—	

Beleg 143.  
Blattspreite.

7. I. 14. 2 <sup>h</sup> p		Bemerkungen
Epidermis, Mittelnerv, Unterseite	0,60	T = -1,5°
„ Unterseite	0,437	Schneefall
„ Oberseite	0,44	
Schwammparenchym	0,60	
Palisadenparenchym	0,892	

Beleg 144.  
Achsenorgane.

7. I. 14.	Blattstiel	Stengel		Wurzel		Bemerkungen
		oben	unten	basal	apikal	
Epidermis	0,52	0,45	0,63	—	—	T = -1°
Außenrinde	0,48	0,471	0,63	0,655	0,547	bis -2,5°
Innenrinde	0,54	0,495	0,652	0,68	0,569	Schnee
Geleitzellen	0,525	0,531	0,517	0,517	0,562	
Kambium	0,547	0,607	0,63	0,562	0,562	
Hadromparenchym	0,495	0,525	0,54	0,585	0,562	
Markzellen	—	0,516	0,516	—	—	

## Beleg 145.

## Blütenteile.

12. I. 14	Hochblatt	Kelchblatt	Staubfad.	Fruchtbl.	Bemerkungen
Morph. unt. Epiderm.	0,50	0,382	0,473	0,471	T = 30
" obere "	0,52	0,396	—	—	R = stark
Parenchym	0,516	0,408	0,49	0,495	W = stark

## Beleg 146.

## Blütenteile.

12. I. 14	Hochblatt	Kelchblatt	Staubfaden	Fruchtblatt	Bemerkungen
Morph. untere Epidermis	0,54	0,396	0,49	0,471	T = —40
" obere "	0,58	0,417	—	—	Bedeckt
Parenchym	0,509	0,42	0,49	0,495	Pflanzen mit Schnee bedeckt

## Beleg 147.

## Blattspreite.

21. I. 14. 8 <sup>h</sup> a		Bemerkungen
Epidermis, Mittelnerv, Unterseite	0,54	Sonnenschein
" Unterseite	0,473	W = schwach
" Oberseite	0,58	
Schwammparenchym	0,714	
Palisadenparenchym	0,892	

## Beleg 148.

## Blattspreite.

21. I. 14. 11 <sup>h</sup> a		Bemerkungen
Epidermis, Mittelnerv, Unterseite	0,54	Wie 147
" Unterseite	0,437	
" Oberseite	0,54	
Schwammparenchym	0,675	
Palisadenparenchym	0,857	

## Beleg 149.

## Blattspreite.

27. I. 14. 10 <sup>h</sup> a		Bemerkungen
Epidermis, Mittelnerv, Unterseite	0,48	T = 100
" Unterseite	0,437	Föhnig
" Oberseite	0,46	Bedeckt
Schwammparenchym	0,694	
Palisadenparenchym	0,87	

## Beleg 150.

## Blattspreite.

28. I. 14. 10 <sup>h</sup> a		Bemerkungen
Epidermis, Mittelnerv, Unterseite	0,52	T = - 10 Bedeckt
"    Unterseite	0,455	
"    Oberseite	0,50	
Schwammparenchym	0,694	
Palisadenparenchym	0,904	

## Beleg 151.

## Blattspreite.

29. I. 14. 10 <sup>h</sup> a		Bemerkungen
Epidermis, Mittelnerv, Unterseite	0,52	T = - 50 Bedeckt
"    Unterseite	0,473	
"    Oberseite	0,52	
Schwammparenchym	0,694	
Palisadenparenchym	0,957	

## Beleg 152.

## Blattspreite.

30. I. 14. 10 <sup>h</sup> a		Bemerkungen
Epidermis, Mittelnerv, Unterseite	0,52	T = - 80 Bedeckt
"    Unterseite	0,49	
"    Oberseite	0,59	
Schwammparenchym	0,732	
Palisadenparenchym	0,892	

## Beleg 153.

## Achsenorgane.

4. II. 14. a	Blatt- stiel	Stengel			Wurzel		Bemerkungen
		oben	Mitte	unten	basal	apikal	
Epidermis	0,487	0,487	0,562	0,63	—	—	T = - 6,50 Bedeckt Etwas föhnig
Außenrinde	0,506	0,471	0,585	0,72	0,698	0,54	
Innenrinde	0,525	0,453	0,562	0,748	0,63	0,517	
Geleitzellen	0,569	0,585	0,585	0,607	0,54	—	
Kambium	0,591	0,585	0,585	0,607	0,562	0,54	
Hadromparenchym	0,531	0,607	0,63	0,63	0,585	—	
Markzellen	—	0,63	0,63	0,652	—	—	

## Beleg 154.

## Blattspreite.

4. II. 14. 2 <sup>h</sup> p		Bemerkungen
Epidermis, Mittelnerv, Unterseite	0,48	T = - 60 W = etwas Bedeckt
"    Unterseite	0,437	
"    Oberseite	0,52	
Schwammparenchym	0,694	
Palisadenparenchym	0,875	

## Beleg 155.

## Blattspreite.

4. II. 14. 6 <sup>h</sup> p		Bemerkungen
Epidermis, Mittelnerv, Unterseite	0,58	T = — 10
„ Unterseite	0,473	W = schwach
„ Oberseite	0,56	
Schwammparenchym	0,694	
Palisadenparenchym	0,945	

## Beleg 156.

Blattspreite. 4. II. 14. 5<sup>h</sup> p.

	Blattmittelnerv		Epidermis		Schwamm- parench.	Palisaden- parench.	Bemerkungen.
	oben	unten	Unters.	Obers.			
1	0,48	0,52	0,403	0,50	0,638	0,892	T = — 6,50
2	0,50	0,54	0,42	0,50	0,638	0,892	später — 1,50
3	0,54	0,58	0,403	0,52	0,675	0,91	W = stark
4	0,56	0,58	0,42	0,54	0,656	0,91	(Föhn)
5	0,56	0,58	0,437	0,56	0,694	0,927	

## Beleg 157.

## Epidermis des Blattstiels.

4. II. 14		oben	unten	Bemerkungen
Blattstiel, morph. Oberseite		0,509	0,541	Siehe Beleg 154
„ „ Unterseite		0,471	0,527	

## Beleg 158.

## Kelchblatt.

4. II. 14.		Bemerkungen
Morph. Unterseite	0,471	
„ Oberseite	0,435	

## Beleg 159.

## Blattspreite.

19. II. 14. 10 <sup>h</sup> a		Bemerkungen
Epidermis, Mittelnerv, Unterseite	0,48	T = 10
„ Unterseite	0,385	W = stark
„ Oberseite	0,42	Bedeckt
Schwammparenchym	0,638	
Palisadenparenchym	0,945	



## Beleg 160.

## Blattspreite.

20. II. 14. 10 <sup>h</sup> a		Bemerkungen
Epidermis, Mittelnerv, Unterseite	0,52	T = 40
" Unterseite	0,455	W = schwach
" Oberseite	0,48	Bedeckt
Schwammparenchym	0,675	
Palisadenparenchym	0,91	

## Beleg 161.

## Epidermis der Blattoberseite.

25. II. 14. 4 <sup>h</sup> p		Bemerkungen
1	0,44	T = 20
2	0,42	W = schwach
3	0,44	Bedeckt
4	0,46	
5	0,50	

## Beleg 162.

Siehe Tabelle 6. Messung 4. II. 14.

**Urtica dioeca.**

## Beleg 163.

## Achsenorgane.

14. III. 13	Stengel	Wurzel	Wurzel- spitze	Bemerkungen
Epidermis	0,415	—	0,472	T = 40
Außenrinde	0,35	0,475	0,469	W = schwach
Innenrinde	0,367	0,486		Bedeckt
Leptomparenchym	0,435	0,54		
Geleitzellen	0,585	0,607		
Kambium	0,547	0,523		
Hadromparenchym	0,54	0,504		
Markzellen	0,40	—		

## Beleg 164.

## Achsenorgane (Wurzel).

7. IV. 13	Wurzel- spitze	Wurzel ½ cm v. d. Spitze	Wurzel 1 cm v. d. Spitze	Bemerkungen
Epidermis	0,508	—	—	T = 90
Außenrinde	0,49	0,506	0,487	W = stark
Innenrinde	—	0,544	0,544	R = stark
Leptomparenchym	—	0,495	0,585	
Geleitzellen	—	0,607	0,607	
Kambium	—	0,562	0,562	
Hadromparenchym	—	0,585	0,607	
Markzellen	—	—	—	

## Beleg 165.

Siehe Tabelle 24. Messung 8. IV. 13. 9<sup>h</sup> a.

## Beleg 166.

Siehe Tabellen 25, 26, 27. Messung 8. IV. 13.

## Beleg 167.

Wurzelrindenzellen.

8. IV. 13. 4 <sup>h</sup> p	I. Messung	II. Messung	Bemerkungen
1	0,46	0,44	T = 90
2	0,46	0,46	
3	0,48	0,46	
4	0,50	0,48	
5	0,48	0,48	
6	0,50	0,50	
7	0,50	0,50	

## Beleg 168.

Epidermis.

Datum	Blatt		Stengel			Bemerkungen
	Unterseite	Oberseite	oben	Mitte	unten	
3. V. 9 <sup>h</sup> a	0,469	0,487	0,356	0,375	0,375	T = 80 Feucht
5. V. 4 <sup>h</sup> p	0,431	0,431	0,30	0,337	0,356	T = 7,50 Trocken
15. V. 8 <sup>30</sup> a	0,394	0,375	0,319	0,30	0,30	T = 170
19. V. 2 <sup>h</sup> p	0,45	0,41	0,337	0,356	0,356	T = 160 Feucht

Pflanze  
blühet

## Beleg 169.

Zellen der Rinde.

Datum	Stengel (unten)		Stengel (Mitte)		Bemerkungen
	Außen- rinde	Innen- rinde	Außen- rinde	Innen- rinde	
5. V. 4 <sup>h</sup> p	0,495	0,538	0,413	0,452	T = 7,5; Trocken
6. V. 8 <sup>10</sup> a	0,474	0,516	0,452	0,496	T = 80
19. V. 2 <sup>h</sup> p	0,538	0,56	0,516	0,56	T = 160 Feucht

## Beleg 170.

Wurzel (basale Partie).

Datum	Kam- bium	Rinde		Leptom- parench.	Mark	Bemerkungen
		außen	Mitte	innen		
5. V. 5 <sup>h</sup> p	0,472	0,52	0,58	0,60	0,54	T = 80 Trocken
6. V. 7 <sup>h</sup> a	0,517	0,52	0,58	0,62	0,585	T = 70
6. V. 11 <sup>h</sup> a	0,495	0,50	0,60	0,60	0,607	T = 110
8. V. 3 <sup>40</sup> p	0,517	0,56	0,60	0,60	0,585	T = 10,50

## Beleg 171.

Wurzel (apikale Partie).

Datum	Rinde			Leptom- parench.	Geleit- zellen	Kam- bium	Bemerkungen
	außen	Mitte	innen				
8. V. 4 <sup>h</sup> p	0,45	0,469	0,506	0,562	0,585	0,54	T = 130
17. V. 2 <sup>h</sup> p	0,409	0,487	0,487	0,54	0,585	0,54	T = 110

### Beleg 172.

Siehe Tabelle 9. Messung 23. V. 13.

### Beleg 173.

Blattspreite.

26. V. 13	4 <sup>h</sup> p	10 <sup>h</sup> p
Epidermis, Mittelnerv, Unterseite	0,45	0,375
„ Unterseite	0,419	0,394
„ Oberseite	0,44	0,431
Schwammparenchym	0,64	0,62
Palisadenparenchym	0,956	0,919
	T = 19,50	T = 240
Bemerkungen	W = schwach Bedeckt R = 0	W = schwach R = 0

### Beleg 174.

Blattspreite.

27. V. 13	12 <sup>h</sup> a	7 <sup>30</sup> a
Epidermis, Mittelnerv, Unterseite	0,375	0,375
„ Unterseite	0,45	0,45
„ Oberseite	0,41	0,431
Schwammparenchym	0,58	0,58
Palisadenparenchym	0,956	0,937
	T = 80	T = 140
Bemerkungen	W = schwach Sonnenschein	W = schwach Sonnenschein

### Beleg 175.

Epidermis.

30. V. 13. 10 <sup>h</sup> a		Bemerkungen
Wurzelspitze	0,455	T = 180
Unmittelbar hinter der Wurzelspitze	0,49	Sonnenschein

### Beleg 176.

Achsenorgane.

30. V. 13. p.	Blattstiel	Stengel (Mitte)	Wurzel (Mitte)
Epidermis	0,418	0,448	—
Außenrinde	0,438	0,401	0,483
Innenrinde	0,396	0,456	0,518
Leptomparenchym	0,392	0,463	0,519
Geleitzellen	0,436	0,50	0,536
Kambium	0,444	0,538	0,511
Hadromparenchym	0,539	0,584	0,518
Markzellen	—	0,40	—

Beleg 177.  
Stengelrindenzellen.

30. V. 13. 5h p	I. Messung	II. Messung	Bemerkungen
1	0,415	0,437	T = 24° Insolation
2-3	0,437	0,415	
4-5	0,46	0,437	
6	0,437	0,46	
7-9	0,46	0,46	

Beleg 178.  
Blattspreite.

5. VI. 13. 9h a		Bemerkungen
Epidermis, Mittelnerv, Unterseite	0,453	T = 16° Sonnenschein
„ Unterseite	0,417	
„ Oberseite	0,435	
Schwammparenchym	0,64	
Palisadenparenchym	0,956	

Beleg 179.  
Achsenorgane.

6. VI. 13.	Blattstiel	Stengel		Wurzel	Bemerkungen
		oben	unten		
Epidermis	0,40	0,436	0,469	—	T = 14° R = stark
Außenrinde	0,346	0,378	0,426	0,45	
Innenrinde	0,341	0,501	0,487	0,469	
Leptomparenchym	0,41	0,405	0,495	0,503	
Geleitzellen	0,463	0,506	0,506	0,577	
Kambium	0,45	0,54	0,54	0,552	
Hadromparenchym	0,594(?)	0,518	0,495	0,495	
Markzellen	—	0,40	0,40	—	

Beleg 180.

Siehe Tabelle 16. Messung 7. VI. 13.

Beleg 181.

Siehe Tabelle 17. Messung 11. VI. 13.

Beleg 182.

Haare.<sup>1)</sup>

12. VI. 13.	Einzelliges Haar	Brennhaar	Bemerkungen
Haar	0,50		T = 21° W = schwach
Becherförmiger Fuß		0,46	
Anliegende Epidermiszelle	0,394	0,41	
Übrige Epidermiszellen	0,41	0,41	

<sup>1)</sup> An jungen Stengeln gemessen.



## Beleg 183.

## Blattspreite.

16. VI. 13.	2h p	6h p	Bemerkungen
Epidermis, Mittelnerv, Unterseite	0,469	0,487	T = 23 resp. 190
" Unterseite	0,506	0,487	W = schwach
" Oberseite	0,469	0,469	2h; bedeckt
Schwammparenchym	0,58	0,60	3—6h Sonnenschein
Palisadenparenchym	0,956	0,956	(Insolation des 6h p unter- suchten Blattes.)

## Beleg 184.

## Stengel (oben).

18. VI. 13. 9h a		Bemerkungen
Epidermis	0,387	T = 190
Außenrinde	0,348	W = schwach
Innenrinde	0,392	Sonnenschein
Leptomparenchym	0,405	Tage zuvor Regen
Geleitzellen	0,45	
Kambium	0,472	
Hadromparenchym	0,54	
Markzellen	0,38	

## Beleg 185.

Stengelrinde <sup>1)</sup>.

18. VI. 13. 11h a		Bemerkungen
1	0,328	
2	0,35	
3	0,328	
4	0,35	
5	0,372	
6	0,372	

## Beleg 186.

## Seitenwurzel (Mitte)

26. VI. 13. 8 <sup>30</sup> a		Bemerkungen
Außenrinde	0,36	T = 150
Innenrinde	0,38	W = schwach
Leptomparenchym	0,472	R = schwach
Geleitzellen	0,495	
Kambium	0,54	
Hadromparenchym	0,495	
Markzellen	0,40	

<sup>1)</sup> Von der Stengelperipherie nach innen zu nummeriert.

Beleg 187.  
Wurzelrinde<sup>1)</sup> (in der Mitte der Wurzel).

26. VI. 13. 10 <sup>h</sup> a		Bemerkungen
1	0,36	
2	0,38	
3	0,38	
4	0,40	
5	0,40	

Beleg 188.  
Achsenorgane.

3. VII. 13 a	Blatt- stiel	Stengel		Wurzel		Bemerkungen
		oben	unten	basal	apikal	
Epidermis	0,325	0,44	0,405	—	—	T = 15 <sup>o</sup>
Außenrinde	0,34	0,416	0,45	0,42	0,40	W = schwach
Innenrinde	0,38	0,46	0,517	0,46	0,42	Bedeckt
Leptomparenchym	0,434	0,482	0,54	0,585	0,504	Seit 4 Tagen schön
Geleitzellen	0,503	0,425	0,54	0,607	0,54	
Kambium	0,367	0,45	0,54	0,585	0,54	
Hadromparenchym	0,503	0,54	0,607	0,63	0,517	
Markzellen	—	0,38	0,40	0,46	—	

Beleg 189.  
Blattspreite.

17. VII. 13. 9 <sup>h</sup> a		Bemerkungen
Epidermis, Mittelnerv, Unterseite	0,45	T = 15 <sup>o</sup>
„ Unterseite	0,469	W = schwach
„ Oberseite	0,45	Bedeckt
Schwammparenchym	0,64	
Palisadenparenchym	0,975	

Beleg 190.  
Blattspreite.

21. VII. 13. 10 <sup>h</sup> a		Bemerkungen
Epidermis, Mittelnerv, Unterseite	0,469	T = 16 <sup>o</sup>
„ Unterseite	0,45	W = schwach
„ Oberseite	0,487	Sonnenschein
Schwammparenchym	0,66	
Palisadenparenchym	1,027	

<sup>1)</sup> Von außen nach dem Zentralzylinder zu nummeriert.

### Beleg 191. Achsenorgane.

19. VII. 13 a	Stengel				Bemerkungen
	oben	über der Mitte	unter der Mitte	unten	
Epidermis	0,382	0,425	0,405	0,45	T = 160
Außenrinde	0,482	0,517	0,562	0,54	W = schwach
Innenrinde	0,525	0,562	0,585	0,607	Bedeckt
Leptoparenchym	0,585	0,562	0,63	0,607	Wetter vorher
Geleitzellen	0,652	0,63	0,63	0,63	ziemlich schön
Kambium	0,585	0,607	0,585	0,607	
Hadroparenchym	0,562	0,585	0,607	0,63	
Markzellen	0,46	0,46	0,48	0,48	

### Beleg 192. Achsenorgane.

21. VII. 13 p	Blattmittel- nerv	Unterseite	Blattstiel	Stengel				Wurzel	Wurzel- spitze	Bemerkungen
				oben	üb. d. Mitte	unt. d. Mitte	unten			
Epidermis	0,408	0,408	0,425	0,45	0,425	0,495	—	0,508	0,49	T = 150
Außenrinde	0,40	0,38	0,415	0,437	0,437	0,46	0,46	0,49		W = schwach
Innenrinde	0,42	0,40	0,394	0,415	0,46	0,482	0,48			Sonnenschein
Leptoparenchym	0,474	0,495	0,472	0,472	0,517	0,54	0,585			Tags zuvor
Geleitzellen	0,45	0,425	0,54	0,585	0,63	0,652	0,63			Regen
Kambium	—	—	0,562	0,54	0,562	0,585	0,63			
Hadroparenchym	0,495	0,517	0,472	0,495	0,472	0,495	0,607			
Markzellen	—	—	0,40	0,44	0,50	0,48	—			

### Beleg 193. Blattspreite.

8. VIII. 13. 9 <sup>h</sup> a	Bemerkungen	
Epidermis, Mittelnerv, Unterseite	0,469	T = 160
„ Unterseite	0,50	W = schwach
„ Oberseite	0,469	R = stark
Schwammparenchym	0,68	
Palisadenparenchym	1,028	

### Beleg 194. Siehe Tabelle 24. Messung 20. VIII. 13. 8<sup>h</sup> a.

### Beleg 195. Achsenorgane.

8. VIII. 13 p	Blatt- stiel	Stengel			Wurzel (Mitte)	Wur- zelsp.	Bemerkungen
		oben	Mitte	unten			
Epidermis	0,367	0,425	0,425	0,45	0,44	0,525	T = 160
Außenrinde	0,40	0,46	0,46	0,525	0,44	0,508	W = schwach
Innenrinde	0,44	0,503	0,525	0,547	0,50		
Leptoparenchym	0,434	0,562	0,495	0,517	0,562		
Geleitzellen	0,591	0,667	0,652	0,675	0,562		
Kambium	0,52	0,54	0,562	0,585	0,585		
Hadroparenchym	0,578	0,517	0,562	0,607	0,607		
Markzellen	—	0,60	—	—	—		

Beleg 196.  
Achsenorgane.

20. VIII. 13	Blattstiel	Stengel			Wurzel		Wurzel- spitze	Bemerkungen
		oben	Mitte	unten	basal	apikal		
Epidermis	0,408	0,405	0,472	0,495	—	—	0,508	T = 170
Außenrinde	0,36	0,46	0,46	0,503	0,40	0,48	0,473	
Innenrinde	0,40	0,482	0,482	0,525	0,48	0,52		
Leptoparenchym	0,385	0,495	0,495	0,517	0,585	0,585		
Geleitzellen	0,585	0,517	0,607	0,63	0,652	0,63		
Kambium	—	0,585	0,54	0,562	0,562	0,562		
Hadroparenchym	0,531	0,63(?)	0,585	0,585	0,607	0,585		
Markzellen	—	0,44	0,46	0,48	0,52	—		

Beleg 197.

Siehe Tabelle 39. Messung 9. IX. 13.

Beleg 198.

Siehe Tabelle 39. Messung 10. IX. 13 p.

Beleg 199.

Achsenorgane.

15. IX. 13 p	Blattstiel		Stengel		Wurzel		Wurzel- spitze	Bemerkungen
	grün	gelb- grün	oben	unten	basal	apikal		
Epidermis	0,424	0,465	0,504	0,603	—	—	0,525	T = 100
Außenrinde	0,42	0,48	0,46	0,569	0,544	0,581	0,525	W = stark
Innenrinde	0,46	0,50	0,482	0,613	0,581	0,60		Sonnenschein
Leptoparenchym	0,495	0,538	0,63	0,652	0,675	0,652		
Geleitzellen	0,547	0,613	0,675	0,72	0,72	0,63		
Kambium	—	—	0,63	0,675	0,63	0,63		
Hadroparenchym	0,607	0,652	0,652	0,698	0,765	0,675		
Markzellen	—	—	0,54	—	—	—		

Beleg 200.

Blattspreite.

16. IX. 13. 11 <sup>h</sup> a		Bemerkungen
Epidermis, Mittelnerv, Unterseite	0,45	T = 6,50
„ Unterseite	0,469	Sonnenschein
„ Oberseite	0,506	
Schwammparenchym	0,60	
Palisadenparenchym	0,927	

Beleg 201.

Blattspreite.

17. IX. 13. 9 <sup>h</sup> a		Bemerkungen
Epidermis, Mittelnerv, Unterseite	0,487	T = 9,50
„ Unterseite	0,469	R = stark
„ Oberseite	0,581	
Schwammparenchym	0,62	
Palisadenparenchym	1,041	



Beleg 202.  
Blattstiel, Stengel und Wurzel.

17. IX. 13 p	Blattstiel	Stengel		Wurzel	Bemerkungen
		oben	unten		
Epidermis	0,424	0,54	0,54	0,581	T = 12,5° W = mittel Bedeckt
Außenrinde	0,42	0,482	0,569	0,589	
Innenrinde	0,46	0,525	0,613	0,675	
Leptoparenchym	0,445	0,565	0,607	0,62	
Geleitzellen	0,547	0,63	0,63	0,63	
Kambium	0,514	0,585	0,607	—	
Hadroparenchym	0,562	0,585	0,652	0,675	
Markzellen	—	0,56	0,58		

Beleg 203.  
Markzellen der Stengelmittle.

17. IX. 13	Bemerkungen
1	0,52
2—3	0,56
4	0,62

Beleg 204.  
Siehe Tabelle 24. Messung 23. X. 13.

Beleg 205.  
Achsenorgane.

23. X. 13 p	Blattstiel	Stengel		Wurzel		Wurzelspitze	Bemerkungen
		oben	unten	basal	apikal		
Epidermis	0,50	0,495	0,495	—	—	0,606	T = 9° Bedeckt, zeitweise aber Insolation.
Außenrinde	0,474	0,56	0,60	0,62	0,60	0,609	
Innenrinde	0,471	0,553	0,574	0,64	0,60		
Leptoparenchym	0,49	0,60	0,613	0,638	0,625		
Geleitzellen	0,742(?)	0,714	0,714	0,714	0,678		
Kambium	0,581	0,54	0,54	0,603	0,565		
Hadroparenchym	0,624	0,619	0,637	0,624	0,602		
Markzellen	—	0,58	0,58	—	—		

Beleg 206.  
Siehe Tabelle 11. Messung 4. XI. 13.

Beleg 207.  
Blattspreite.

24. XI. 13 p	Bemerkungen
Epidermis, Mittelnerv, Unterseite	0,469
"    Unterseite	0,42
"    Oberseite	0,469
Schwammparenchym	0,72
Palisadenparenchym	1,074

T = 4,5°  
R = stark  
Nebel

## Beleg 208.

## Achsenorgane.

25. XI. 13 a	Stengel			Wurzel		Wurzel- spitze	Bemerkungen
	oben	Mitte	unten	basal	apikal		
Epidermis	0,48	0,50	0,56	—	—	0,591	T = 6° Boden sehr feucht
Außenrinde	0,584	0,598	0,602	0,574	0,548	0,588	
Innenrinde	0,624	0,631	0,639	0,574	0,548		
Leptoparenchym	0,583	0,602	0,615	0,643	0,525		
Geleitzellen	0,712	0,728	0,751	0,624	0,604		
Kambium	0,566	0,582	0,582	0,607	0,607		
Hadroparenchym	0,668	0,693	0,742	0,63	0,63		
Markzellen	0,603	0,603	0,603	—	—		

## Beleg 209.

## Achsenorgane.

9. XII. 13 a	Wurzel	Wurzelspitze	Bemerkungen
Epidermis	—	0,589	T = 0,5° Bedeckt
Außenrinde	0,583	0,58	
Innenrinde	0,578		
Leptoparenchym	0,638		
Geleitzellen	0,644		
Kambium	0,61		
Hadroparenchym	0,621		
Markzellen	—		

## Beleg 210.

## Stengel und Wurzel.

14. I. 14. 9 <sup>b</sup> a	Stengel	Wurzel	Bemerkungen
Epidermis	0,54	—	T = — 4° Schneefall
Außenrinde	0,656	0,62	
Innenrinde	0,634	0,58	
Leptoparenchym	0,652	0,63	
Geleitzellen	0,675	0,652	
Kambium	0,63	0,562	
Hadroparenchym	0,698	0,585	

## Beleg 211.

## Wurzelrinde (nahe der Wurzelspitze).

14. I. 14 p	Bemerkungen
1	0,525
2	0,544
3	0,544
4	0,544

Beleg 212.  
Achsenorgane.

13. II. 14 a	Blattstiel	Stengel	Wurzel	Wurzel- spitze	Bemerkungen
Epidermis	0,563	0,562	—	0,525	T = 20
Außenrinde	0,58	0,525	0,54	0,508	R = stark
Innenrinde	0,56	0,547	0,56		W = schwach
Leptoparenchym	0,585	0,562	0,585		
Geleitzellen	0,585	0,585	0,607		
Kambium	0,585	0,562	0,607		
Hadroparenchym	0,63	0,63	0,607		

Beleg 213.  
Blattspreite.

14. II. 14. 2h p		Bemerkungen
Epidermis, Mittelnerv, Unterseite	0,431	T = 40
" Unterseite	0,469	W = schwach
" Oberseite	0,487	Bedeckt
Schwammparenchym	0,72	
Palisadenparenchym	1,013	

Stengel und Wurzel vom 14. II. 14 und 11. III. 14 siehe Tabelle 44.

**Fagus silvatica.**

Beleg 214.  
Achsenorgane.

7. IV. 13	Zweig (Spitze)	* Ast 1 1/4 cm dick	* Stamm 20 cm dick	* Wurzel 1/2 cm dick	Bemerkungen
Außenrinde	0,65	0,675	0,675	0,575	T = 40
Innenrinde	0,625	0,625	0,65	0,65	Bedeckt
Leptoparenchym	0,517	0,517	0,54	0,54	Boden feucht
Geleitzellen	0,725	0,725	0,725	0,75 (?)	
Kambium	0,625	0,625	0,65	0,675	
Holzparenchym	1,225	1,075	1,10	1,05	
Markstrahlz., Rinde	0,725	0,875	0,775	—	
" Holz	1,125	1,025	1,15	—	
Markzellen	0,825	0,85	—	—	

Beleg 215.  
Blattspreite.

8. V. 13	4 m ü. d. Boden	2 m ü. d. Boden	1 m ü. d. Boden	5 1/2 m ü. d. Boden	Bemerkungen
Epidermis, Mittelnerv, Unterseite	0,525	0,506	0,506	0,524	T = 6,50
" Seitennerv, " "	0,575	0,55	0,563	0,575	W = schwach
" Unterseite	0,41	0,431	0,45	0,41	R = schwach
" Oberseite	0,44	0,465	0,44	0,44	
Schwammparenchym	0,655	0,64	0,66	0,64	
Palisadenparenchym	0,937	0,956	0,937	0,919	

Beleg 216.  
Rindenzellen des Blattstiels.

9. V. 13 a	I. Messung	II. Messung	Bemerkungen
Außen	0,45	0,45	T = 15,5°
Innen 1	0,495	0,472	W = schwach
2	0,495	0,495	Sonnenschein

Beleg 217.  
Achsenorgane.

9. V. 13 p	Zweig- spitze	Ast* ca. $\frac{3}{4}$ em dick	Stamm*	Wurzeln*	Bemerkungen
Außenrinde	0,65	0,65	0,70	0,675	T = 6°
Innenrinde	0,675	0,65	0,725	0,725	R = stark
Leptoparenchym	0,63	0,63	0,652	0,652	
Geleitzellen	0,725	0,775	0,80	0,70	
Kambium	0,65	0,675	0,675	0,625	
Holzparenchym	0,80	0,825	0,85	0,80	
Markstrahlz., Rinde	0,80	0,775	0,675	—	
" Holz	0,825	0,80	0,675	—	
Markzellen	0,775	0,75	0,725	—	

Beleg 218.  
Blattspreiten in mittlerer Stammhöhe, ca 3 m über dem Boden.

9. V. 13	9h a Sonnen- blatt *	10 <sup>15</sup> a Schatten- blatt	11h a Sonnen- blatt	Bemerkungen
Epidermis, Unterseite	0,394	0,41	0,44	Sonnenschein
" Oberseite	0,424	0,424	0,465	
Schwammparenchym	0,601	0,62	0,62	
Palisadenparenchym	0,956	0,975	0,975	
Leitbündelscheide, Mittelnerv	0,40	0,38	0,40	
" Seitenerv	0,42	0,44	0,44	
	T = 15° Insolation = stark	T = 17°	T = 18,5° Insolation = stark	

Beleg 219.  
Siehe Tabelle 15.

Beleg 220.  
Äußerster Zweig.

10. V. 13.	9 <sup>50</sup> a	Bemerkungen
Außenrinde	0,75(?)	T = 14°
Innenrinde	0,725	Bedeckt
Leptoparenchym	0,675	
Geleitzellen	—	
Kambium	0,625	
Holzparenchym	0,80	
Markstrahlzellen, Rinde	—	
" Holz	0,80	
Markzellen	0,575	



## Beleg 221.

## Blattspreite.

13. V. 13. 3h p		Bemerkungen
Epidermis, Unterseite	0,41	T = 220
„ Oberseite	0,408	Bedeckt
Schwammparenchym	0,582	
Palisadenparenchym	0,93	
Leitbündelscheide, Mittelnerv	0,48	
„ Seitenerv	0,44	

## Beleg 222.

## Äußerster Zweig.

20. V. 13	9h a	10h a	Bemerkungen
Außenrinde	0,70	0,75	T = 130
Innenrinde	0,675	0,675	Sonnenschein
Leptomparenchym	0,63	0,652	
Geleitzellen	0,70	0,675	
Kambium	0,65	0,65	
Holzparenchym	0,825	0,85	
Markstrahlzellen, Holz	0,825	0,80	
Markzellen	0,525	0,575	

## Beleg 223.

## Blattspreite.

20. V. 13	8h a	11h a	Bemerkungen
Epidermis, Unterseite	0,41	0,468	W = schwach
„ Oberseite	0,44	0,489	
Schwammparenchym	0,563	0,582	
Palisadenparenchym	0,956	0,975	
Leitbündelscheide, Mittelnerv	0,44	0,48	
„ Seitenerv	0,42	0,46	
	T = 9,50	T = 10,50	
	W = schw.	W = schw.	

## Beleg 224.

## Blattspreite.

23. V. 13. 3h p		Bemerkungen
Epidermis, Unterseite	0,487	T = 16,50
„ Oberseite	0,603	W = stark
Schwammparenchym	0,563	
Palisadenparenchym	0,937	
Leitbündelscheide, Mittelnerv	0,48	
„ Seitenerv	0,48	

Beleg 225. (I. Siehe auch Tabelle 7 u. 8.)  
Schattenblatt. 24. V. 13 a.

Nummerierung	Epidermis		Schwamm- parenchym	Palisaden- parench.	Bemerkungen
	Oberseite	Unterseite			
Beim Mittelnerv a	0,408	0,487	0,563	0,975	T = 140
b	0,408	0,469	0,563	0,967	
Rand c	0,440	0,469	0,542	0,967	

Beleg 226.  
Blattspreite.

5. VI. 13. 5 <sup>b</sup> p			Bemerkungen
Epidermis, Unterseite		0,45	T = 170
„ Oberseite		0,489	W = schwach
Schwammparenchym		0,582	
Palisadenparenchym		0,975	

Beleg 227.  
Blattspreite\*.

16. VI. 13. 11 <sup>b</sup> a			Bemerkungen
Epidermis, Unterseite		0,469	T = 180
„ Oberseite		0,503	W = schwach
Schwammparenchym		0,582	
Palisadenparenchym		0,956	

Beleg 228.  
Mittelnerv (Mitte)

16. VI. 13. 1 <sup>b</sup> p	
Epidermis	0,531
Parenchym	0,489
Geleitzellen	0,54
Nervenparenchym	0,562

Beleg 229.  
Blattstiel.

16. VI. 13	
Epidermis	0,404
Rindenzellen	0,474
Leptomparenchym	0,495
Hadromparenchym	0,45
Geleitzellen	0,547

Am 23. V. 13 a. wurde ein Buchenast in Wasser gestellt und darin gelassen, bis er verdorrt war (nach etwa 8 Tagen). Der Ast war tagsüber beständig besonnt, das Wasser wurde täglich erneuert.

Beleg 230.  
Blattspreite des abgeschuittenen Astes.

	13. V. 13 1 <sup>b</sup> p	3 <sup>b</sup> p	7 <sup>b</sup> p	24. V. 11 <sup>b</sup> a	25. V. 11 <sup>b</sup> a	26. V. 11 <sup>b</sup> a	27. V. 11 <sup>b</sup> a	29. V. 11 <sup>b</sup> a
Epidermis, Unterseite	0,45	0,487	0,469	0,469	0,506	0,487	0,544	0,619
„ Oberseite	0,465	0,489	0,44	0,489	0,489	0,503	0,542	0,582
Schwammparenchym	0,582	0,582	0,563	0,601	0,62	0,62	0,639	0,698
Palisadenparenchym	0,937	0,956	0,956	0,975	0,975	1,013	1,013	1,125

Beleg 231.  
Schattenblätter in verschiedener Höhe vom Boden.

24. VI. 13 p	10 cm	ca. 1,5 m	ca. 3 m	ca. 4,5 m	Bemerkungen
Epidermis, Unterseite	0,356	0,375	0,356	0,394	T = 12,50
„ Oberseite	0,387	0,387	0,367	0,408	W = stark
Schwammparenchym	0,582	0,582	0,563	0,582	R = stark
Palisadenparenchym	0,919	0,956	0,956	0,937	

Beleg 232.  
Sonnenblätter in verschiedener Höhe über dem Boden.

26. VI. a	ca. 3,5 m	ca. 5 m	Bemerkungen
Epidermis, Unterseite	0,394	0,394	T = 11,50
„ Oberseite	0,408	0,424	W = mittelstark
Schwammparenchym	0,62	0,639	R = stark
Palisadenparenchym	1,008	1,008	

Beleg 233.  
Achsenorgane.

27. VI. 13	Zweig* 3/4 cm dick	Stamm* 4 cm dick	Wurzel* 1/2 cm dick	Bemerkungen
Außenrinde	0,55	0,706	0,625	T = 120
Innenrinde	0,575	0,694	0,675	W = stark
Leptomparenchym	0,445	0,682	0,625	R = stark
Geleitzellen	0,70	0,775 (?)	0,65	
Kambium	0,575	0,60	0,625	
Holzparenchym	0,925	0,95	0,825	
Markstrahlzellen, Rinde	0,725	0,825	—	
„ Holz	0,925	0,925	—	

Beleg 234.  
Zweijähriger Zweig, 0,5 cm dick.

1. VII. 13 a		Bemerkungen
Außenrinde	0,55	T = 140
Innenrinde	0,575	W = etwas
Leptomparenchym	0,495	Sonnenschein
Geleitzellen	0,675	
Kambium	0,55	
Holzparenchym	0,875	
Markstrahlzellen, Rinde	0,725	
„ Holz	0,80	
Markzellen	0,675	

Beleg 235.  
Siehe Tabelle 12. Messung 5. VII. 13.

Beleg 236.\*  
Siehe Tabelle 29. Messung 5. VII. 13.

Beleg 237.  
Siehe Tabelle 40. Messung 5./6. VII. 13.

Beleg 238.  
Blattspreite.

17. VII. 13.	Schatten- blatt	Sonnen- blatt	Bemerkungen
Epidermis, Unterseite	0,319	0,375	T = 15,50
„ Oberseite	0,325	0,387	W = schwach
Schwammparenchym	0,503	0,563	Bedeckt
Palisadenparenchym	0,919	0,956	

Beleg 239.  
Blattspreite.

23. VII. 13		Bemerkungen
Epidermis, Unterseite	0,375	T = 12,50
„ Oberseite	0,387	W = stark
Schwammparenchym	0,489	R = stark
Palisadenparenchym	0,919	

Beleg 240.

Achsenorgane (Sonnenseite).

In der Regel erfolgten diese Messungen in Stamm, Ast und  
Zweig auf der Schattenseite.

23. VII. 13	Zweig		Ast *	Wurzel *	Bemerkungen
	2 cm dick	1 1/4 cm dick *		1/2 cm dick	
Außenrinde	0,625	0,625	0,75	0,525	T zwischen 12,5
Innenrinde	0,60	0,575	0,675	0,575	u. 15,50
Leptoparenchym	0,562	0,562	0,517	0,585	R = stark
Geleitzellen	0,675	0,65	0,775(?)	0,575	W = stark
Kambium	0,675	0,675	0,575	0,550(?)	
Hochparenchym	0,625	0,725	0,875	0,80	
Markstrahlz., Rinde	0,775	0,80	0,825	—	
„ Holz	0,85	0,825	0,872	—	
Markzellen	0,725	0,70	—	—	

Beleg 241.  
Blattspreite.

26. VII. 13 a		Bemerkungen
Epidermis, Unterseite	0,375	T = 160
„ Oberseite	0,408	W = schwach
Schwammparenchym	0,503	Sonnenschein
Palisadenparenchym	0,937	

Beleg 242.  
Blattspreite.

5. VIII. 13 a	Schatten- blatt	Sonnen- blatt	Bemerkungen
Epidermis, Unterseite	0,30	0,337	T = 20,50
„ Oberseite	0,31	0,408	W = schwach
Schwammparenchym	0,542	0,582	Sonnenschein
Palisadenparenchym	0,975	0,975	



## Beleg 243.\*

Siehe Tabelle 30, 31, 32. Messung 30. VIII. 13.

## Beleg 244.\*

Blattspreite.

30. VIII. 13. 8 <sup>h</sup> a		Bemerkungen
Epidermis, Mittelnerv, Unterseite	0,475	T = 170
" Seitenerv, "	0,50	W = schwach
" Anastomosen, Oberseite	0,475	Bedeckt
" Unterseite	0,306	
" Oberseite	0,325	
Schwammparenchym	0,639	
Palisadenparenchym	1,013	

## Beleg 245.

Markstrahlzellen im Holz. 5. IX. 13.

Alter der Zweige und Äste	2jährig	4jährig	6-7jährig	7jährig			8jährig	12jährig	Bemerkungen
				I. Mess.	II. Mess.	III. Mess.			
Liegende Zellen	0,90	0,975	1,00	1,125	1,175	1,20	1,075	1,20	T = 80
Stehende Zellen	0,925	1,025	1,025	1,15	1,20	1,275	1,175	1,30	W = schwach
Gitterpalisaden	0,925	1,05	1,125	1,175	1,25	1,30	1,225	1,325	Nebel
Bemerkungen	T = 160 Bedeckt								

## Beleg 246.

Achsenorgane.

14. IX. 13 p	Zweig* 1 cm dick	Stamm* 20 cm dick	Wurzel* 3 mm dick	Bemerkungen
Außenrinde	0,70	0,75	0,675	T = 140
Innenrinde	0,825	0,75	0,70	W = stark
Leptoparenchym	0,648	0,652	0,652	R = stark
Geleitzellen	0,75	0,75	0,725	
Kambium	0,575	0,70	0,60	
Holzparenchym	0,95	0,90	0,875	
Markstrahlzellen, Rinde	0,925	0,95	—	
" Holz	0,775	0,975	—	
Markzellen	0,85	—	—	

## Beleg 247.

Blattspreite.

20. IX. 13	$\frac{1}{2}$ m üb. d. Boden	1 m üb. d. Boden	5 m üb. d. Boden	7 m üb. d. Boden	Bemerkungen
Epidermis, Mittelnerv, Unterseite	0,40	0,40	0,425	0,425	T = 170
" Seitenerv I, "	0,375	0,36	0,40	0,40	W = schwach
" Seitenerv II, "	0,375	0,35	0,425	0,375	
" Unterseite	0,30	0,294	0,394	0,31	
" Oberseite	0,294	0,30	0,394	0,30	
Schwammparenchym	0,522	0,563	0,542	0,542	
Palisadenparenchym	0,975	1,030	0,994	1,047	

## Beleg 248.

## Zweige.

20. IX. 13	1 cm dick	4 cm dick
Außenrinde	0,825	0,80
Innenrinde	0,825	0,80
Leptoparenchym	0,748	0,748
Geleitzellen	0,675	0,70
Kambium	0,75	0,70
Holzparenchym	0,925	0,90
Markstrahlzellen, Rinde	0,95	0,975
Holz	0,95	0,925
Markzellen	0,775	0,75

## Beleg 249.

## Blattspreite\* (beginnt gelb zu werden).

25. IX. 13. 9 <sup>h</sup> a		Bemerkungen
Epidermis, Mittelnerv	0,50	T = 60
Unterseite	0,319	Sonnenschein
Oberseite	0,349	
Schwammparenchym	0,582	
Palisadenparenchym	1,125	

## Beleg 250.

## Achsenorgane.

27. IX. a	Zweig 2 jährig	Zweig, 2 jähr. abge- storb. Laubbl.	grüne Laubbl.	Zweig 1/2 cm dick	Ast 2 1/2 cm dick	Ast 4 cm dick	Bemerkungen
Rinde	0,725	0,725	0,725	0,80	0,80	0,80	T = 60
Leptoparenchym	—	0,63	0,652	0,652	0,748	0,748	W = schwach
Geleitzellen	—	0,725	0,675	0,725	0,75	0,775	
Kambium	0,625	0,725	0,70	0,70	0,725	0,70	
Holzparenchym	0,825	0,85	0,975	0,875	0,90	0,925	
Markstrahlz., Rinde	—	—	—	0,85	0,875	0,85	
Holz	—	—	—	0,95	0,95	0,975	
Markzellen	0,70	0,80	0,825	0,90	0,875	0,875	

## Beleg 251.

Siehe Tabelle 29. Messung 28. X. 13 10<sup>h</sup> a.

## Beleg 252.

## Zweig (braune Blätter).

29. X. 13 a		Bemerkungen
Außenrinde	0,70	T = 100
Innenrinde	0,725	Bedeckt
Leptoparenchym	0,607	
Geleitzellen	0,75	
Kambium	0,725	
Holzparenchym	0,825	
Markzellen	0,75	

Beleg 253.  
Achsenorgane.

29. X. 13	Zweig* ¾ cm	Stamm* 18 cm	Wurzel* 1½ mm	Bemerkungen
Außenrinde	0,675	0,70	0,65	T = 100
Innenrinde	0,725	0,70	0,675	W = schwach
Leptoparenchym	0,63	0,63	0,675	Bedeckt
Geleitzellen	0,70	0,75	0,70	
Kambium	0,675	0,65	0,60	
Holzparenchym	1,025	0,975	0,975	
Markstrahlzellen, Rinde	0,95	0,875	—	
Markstrahlzellen, Holz	0,975	0,925	—	
Markzellen	0,75	0,775	—	

Beleg 254.  
Achsenorgane.

7. XI. 13 a	Zweig* 1 cm dick	Stamm* 1 cm dick	Wurzel* 1 mm dick	Bemerkungen
Außenrinde	0,725	0,675	0,70	T = 40
Innenrinde	0,70	0,65	0,70	Bedeckt
Leptoparenchym	0,63	0,63	0,595	
Geleitzellen	0,675	0,725	0,70	
Kambium	0,625	0,575	0,625	
Holzparenchym	1,025	1,00	1,00	
Markstrahlzellen, Rinde	0,95	0,875	—	
Markstrahlzellen, Holz	1,125	1,00	—	
Markzellen	0,875	—	—	

Beleg 255.  
Wagerechter, gerader, 1 cm dicker Ast.

8. XI. 13	Basis		Mitte		Spitze		Bemerkungen
	Unter-seite	Ober-seite	Unter-seite	Ober-seite	Unter-seite	Ober-seite	
Außenrinde	0,725	0,75	0,675	0,65	0,65	0,675	T = 40
Innenrinde	0,675	0,70	0,75	0,725	0,675	0,725	Bedeckt
Leptoparenchym	0,675	0,675	0,675	0,675	0,607	0,607	
Geleitzellen	—	—	0,75	0,725	0,70	0,675	
Kambium	0,65	0,675	0,675	0,675	0,65	0,65	
Holzparenchym	1,10	1,125	1,075	1,10	1,05	1,05	
Markstrahlz., Rinde	0,775	0,775	0,80	0,775	0,775	0,775	
Markstrahlz., Holz	1,125	1,10	1,15	1,10	1,075	1,10	

Beleg 256.  
Zweig.

12. XI. 13 a		Bemerkungen
Außenrinde	0,675	T = 90
Innenrinde	0,70	Bedeckt
Leptoparenchym	0,607	
Geleitzellen	0,775	
Kambium	0,675	
Holzparenchym	0,875	
Markzellen	0,80	

## Beleg 257.

Dicker, gerader Ast, schief nach oben geneigt.<sup>1)</sup>

28. XI. 13	2,5 cm dick		1,5 cm dick		1 cm dick		Stamm	Wurzel
	Unterseite <sup>2)</sup>	Oberseite	Unterseite	Oberseite	Unterseite	Oberseite		
Außenrinde	0,65	0,65	0,65	0,65	0,60	0,625	0,675	0,625
Innenrinde	0,625	0,65	0,625	0,60	0,575	0,60	0,65	0,625
Leptoparenchym	0,54	0,517	0,54	0,54	0,54	0,54	0,607	0,607
Geleitzellen	0,70	0,70	0,70	0,725	0,70	0,725	0,775	0,70
Kambium	0,675	0,675	0,65	0,65	0,65	0,675	0,625	0,625
Holzparenchym	1,025	1,025	0,975	1,00	0,975	0,975	0,925	1,125
Markstrahlz., Rinde	0,775	0,75	0,775	0,775	0,775	0,75	0,975	
„ Holz	1,025	1,00	1,025	1,025	0,975	1,00	1,025	

Bemerkungen: T = 4,50; R = stark; W = mittel.

## Beleg 258.

Achsenorgane auf der Sonnenseite gemessen.

3. XI. 13	Zweig* 3/4 cm	Stamm* ca. 20 cm	Wurzel* 1/2 cm	Bemerkungen
Außenrinde	0,725	0,70	0,725	T = 0° Boden gefroren
Innenrinde	0,70	0,70	0,725	
Leptoparenchym	0,63	0,612	0,562	
Geleitzellen	0,725	0,65	0,70	
Kambium	0,70	0,625	0,575	
Holzparenchym	1,20	1,00	1,125	
Markstrahlzellen, Rinde	0,875	0,85	—	
„ Holz	1,125	1,125	—	
Markzellen	0,95	—	—	

## Beleg 259.

Ast, anfangs horizontal, dann aufwärts gekrümmt.

3. XII. 13	2 cm dick		1 1/2 cm dick		1 cm dick		1/2 cm dick	
	unten	oben	unten	oben	unten	oben	unten	oben
Außenrinde	0,60	0,575	0,575	0,60	0,60	0,625	0,60	0,60
Innenrinde	0,55	0,575	0,55	0,55	0,60	0,625	0,60	0,575
Leptoparenchym	0,517	0,495	0,517	0,517	0,54	0,54	0,54	0,517
Geleitzellen	0,675	0,70	0,70	0,70	0,675	0,70	0,70	0,70
Kambium	0,625	0,625	0,60	0,625	0,60	0,60	0,625	0,625
Holzparenchym	0,95	0,975	0,975	0,95	0,95	0,975	0,925	0,925
Markstrahlz., Rinde	0,75	0,75	0,775	0,775	0,80	0,80	0,80	0,825
„ Holz	0,975	1,00	1,00	1,00	0,925	0,95	0,925	0,925

Bemerkungen: T = 0°

hier scharfe Krümmung.

Stamm und Wurzel Tabelle 45.

<sup>1)</sup> Ich habe etwa ein Dutzend Messungen an Ästen ausgeführt, um den osmotischen Wert auf deren Unter- und Oberseite zu kontrollieren. Da diese Werte nicht sehr verschieden sind, werden sie hier nicht weiter angeführt.

<sup>2)</sup> Der Sonnenseite zugekehrt.



## Beleg 260.

Holzparenchym im Stamm.<sup>1)</sup> 15. XII. 13 a.

Jahresringe	1-3 (außen)	4-6	7-10	11-12	13-16 (innen)	Bemerkungen
	0,975	1,00	1,00	1,05	1,075	T = 30 Bedeckt

## Beleg 261.

Siehe Tabellen 30, 31, 32. Messung 20. I. 14.

## Beleg 262.

Achsenorgane.

11. II. 14	Zweig * ½ cm dick	Stamm * 12 cm dick	Wurzel * 1 mm dick	Bemerkungen
Außenrinde	0,65	0,65	0,65	T = 10
Innenrinde	0,70	0,70	0,675	Etwas föhnig
Leptoparenchym	0,562	0,625	0,517	Bedeckt
Geleitzellen	0,70	0,70	0,70	
Kambium	0,625	0,625	0,675	
Holzparenchym	1,175	1,15	1,225	
Markstrahlzellen, Rinde	0,675	0,75	—	
„ Holz	1,125	1,05	—	

## Beleg 263.

Achsenorgane.

2. III. 14	Zweig * 1 cm dick	Stamm * 25 cm dick	Wurzel * 1 mm dick	Bemerkungen
Außenrinde	0,70	0,70	0,55	T = 10
Innenrinde	0,65	0,70	0,575	W = schwach
Leptoparenchym	0,585	0,585	0,562	Bedeckt
Geleitzellen	0,65	0,675	0,675	
Kambium	0,60	0,70	0,70	
Holzparenchym	1,15	1,125	1,225	
Markstrahlzellen, Rinde	0,75	0,775	—	
„ Holz	0,975	1,025	—	

## Beleg 264.

Wurzeln.

12. III. 14	1. Ord- nung <sup>2)</sup>	2. Ord- nung	3. Ord- nung	Bemerkungen
Außenrinde	0,625	0,625	0,65	T = 80
Innenrinde	0,60	0,60	0,625	Bedeckt
Leptoparenchym	0,60	0,625	0,675	
Geleitzellen	0,65	0,65	0,70	
Kambium	0,625	0,65	0,65	
Holzparenchym	0,925	0,65	0,975	

<sup>1)</sup> Aus dem Stamm mit dem Prebler'schen Zuwachsbohrer herausgebohrt.<sup>2)</sup> Von den äußersten Wurzeln an gerechnet und immer in deren Mitte geschritten.

### Beleg 265. Achsenorgane.

24. III. 14	Zweig $\frac{1}{2}$ cm dick		Stamm		Wurzel		Bemerkungen
	Spitze	Basis	oben	unten	basal	apikal	
Außenrinde	0,675	0,65	0,65	0,725	0,70	0,65	T = 1,50
Innenrinde	0,65	0,65	0,65	0,70	0,70	0,675	W = stark
Leptoparenchym	0,625	0,70	0,585	0,70	0,675	0,70	Bedeckt
Geleitzellen	0,70	0,70	0,70	0,725	0,70	0,675	
Kambium	0,65	0,65	0,65	0,65	0,675	0,65	
Holzparenchym	1,175	1,15	1,075	1,00	0,975	0,925	
Markstrahlz., Rinde	0,825	0,85	1,075	0,85	0,825	0,80	
„ Holz	1,025	1,05	0,875	1,025	1,00	0,95	

### Sedum acre.

#### Beleg 266.

1913	18. IV. 13	28. V. 13	14. VI. 13	14. VII. 13	18. IX. 13	22. X. 13	24. XI. 13
Blattepidermis	0,25	0,205	0,367	0,297	0,297	0,312	0,28 <sup>8</sup>
Blattparenchym	0,319	0,243	0,36	0,325	0,375	0,41	0,35 <sup>6</sup>
Stengelepidermis	0,25	0,25	0,264	0,328	0,297	0,328	0,25
Außenrinde	0,34	0,330	0,32	0,38	0,34	0,34	0,38
Innenrinde	0,40	0,34	0,34	0,40	0,40	0,36	0,38
Geleitzellen	0,472	0,562	0,517	0,482	0,46	0,405	0,46
Kambium	0,46	0,405	0,405	0,395	0,393	0,393	0,405
Hadroparenchym	0,613	0,437	0,517	0,482	0,46	0,405	0,46
Parenchym d. Wurzel <sup>1)</sup>	0,52	0,48	0,38	0,44	0,50	0,48	0,52
Wurzelspitzenepidermis <sup>1)</sup>	0,50	0,44	0,38	0,42	0,48	0,48	0,54
Bemerkungen	T = 6	T = 17°	T = 17,5°	T = 17°	T = 10°	T = 10,5°	T = 4,5°
	W = schw. Bedeckt	Boden feucht	W = st. Sonnen- schein	W = schw. Sonnsch.	R	Föhnig	Be- deckt

#### Beleg 267.

Siehe Tabelle 13. Messung 14. VI. 13.

#### Beleg 268.

10. VII. 13	Vertikaler Stengel			Kriech. Stengel	Wurzel	Bemerkungen
	Spitze	Mitte	Basis			
Stengel						
Epidermis	0,264	0,288	0,297	0,264		T = 13°
Außenrinde	0,30	0,28	0,32	0,28		R
Mittelrinde	0,34	0,30	0,32	0,30		W = stark
Innenrinde	0,38	0,30	0,36	0,32		
Geleitzellen	0,482	0,46	0,482	0,482		
Kambium	0,425	0,425	0,405	0,425		
Hadroparenchym	0,437	0,46	0,482	0,485		
Wurzel <sup>1)</sup>						
Epidermis, Spitze					0,36	
„ Basis					0,40	
Wurzelhaar					0,32	
Parenchym					0,30	

<sup>1)</sup> ca. 1 cm hinter der Spitze.

# Beleg 269.

## Blätter.

14. VII. 13 p	jung	alt	Bemerkungen
Epidermis	0,264	0,34	T = 25,50
Parenchym	0,337	0,356	W = mittel Sonnenschein

# Beleg 270.

## Stengel unter der Blattregion.

14. VII. p	Sonnen- seite	Schatten- seite	Bemerkungen
Epidermis	0,288	0,25	Wie Beleg 269
Außenrinde	0,40	0,38	
Innenrinde	0,38	0,38	
Kambium	0,382	0,36	

# Beleg 271.

## Blätter.

	14. VII. 13	16. VII. 13	Bemerkungen
Epidermis, Außenseite	0,264	0,264	am 14. VII. 13 wie Bel. 269
„ Innenseite	0,264	0,264	am 16. VII. 13
Parenchym, Außenseite	0,337	0,337	T = 14,50
„ Innenseite	0,357	0,319	W = schwach Bedeckt

# Beleg 272.

## Markzellen.

		Bemerkungen
Schicht 1	0,40	
2	0,42	
3	0,46	
4	0,48	

# Beleg 273.

Siehe Tabelle 41. Messung 25. VIII. 13.

# Beleg 274.

## Stengel.

26. VIII. 13	Sonnen- seite	Schatten- seite	Bemerkungen
Epidermis	0,217	0,25	T = 180
Außenrinde	0,39	0,32	W = mittel
Innenrinde	0,34	0,34	Sonnenschein

Beleg 275.  
Stengel.

28. X. 13. 2h p	Ob. Blatt-region	Unt. Blatt-region	Basis	Bemerkungen
Epidermis	0,221	0,264	0,297	T = 13°
Außenrinde	0,36	0,40	0,46	W = schwach
Innenrinde	0,38	0,42	0,48	Bedeckt
Geleitzellen	0,394	0,415	0,415	
Kambium	0,36	0,382	0,405	
Hadromparenchym	0,35	0,394	0,415	
Markzellen	0,38	0,36	0,40	

Beleg 276.

	16. XII. 13	26. I. 14	8. II. 14	4. III. 14
Blattepidermis	0,297	0,312	0,375	0,312
Blattparenchym	0,431	0,394	0,506	0,41
Stengel				
Epidermis	0,288	0,288	0,328	0,312
Außenrinde	0,40	0,40	0,42	0,44
Innenrinde	0,36	0,42	0,42	0,42
Geleitzellen	0,437	0,482	0,472	0,472
Kambium	0,495	0,45	0,45	0,425
Hadromparenchym	0,482	0,525	0,482	0,525
Markzellen	0,42	0,38	0,40	0,42
Bemerkungen	T = - 10° Bedeckt; Reif	T = - 9° Bedeckt	T = - 4° W = schw. Sonnensch.	T = 1° W = schw. Bedeckt

Beleg 277.

Siehe Tabelle 51. Messung 28. X. 13.

Beleg 278.

Blätter in verschiedener Höhe.

16. XII. 13	oben	Mitte	unten	Bemerkungen
Epidermis	0,312	0,328	0,328	T = 8°
Parenchym	0,431	0,41	0,41	W = stark R = stark

Beleg 279.

Epidermis der Wurzelspitze. 16. XII. 13.

Entfernung von der Spitze		Bemerkungen
Spitze	0,58	T = 0°
2 mm	0,56	W = schwach
5 "	0,54	Bedeckt
8 "	0,54	
12 "	0,58	



## Beleg 280.

8. II. 14		Stengel oben	Stengel unten	Bemerkungen
Blattepidermis	0,375			T = - 10
Blattparenchym	0,487			
Stengel				
Epidermis		0,328	0,34	
Außenrinde		0,40	0,42	
Innenrinde		0,40	0,44	
Geleitzellen		0,45	0,45	
Kambium		0,45	0,45	
Hadromparenchym		0,482	0,503	
Markzellen		0,40	0,40	
Wurzelepidermis <sup>1)</sup>	0,64			
Wurzelparenchym <sup>1)</sup>	0,62			

## Beleg 281.

12. II. 14	Blatt	Stengel oben	Stengel unten	Wurzel Spitze	Bemerkungen
Epidermis	0,34	0,283	0,317	0,297	T = 40
Blattparenchym	0,336	—	—	—	R
Außenrinde		0,255	0,24	0,306	Etw. föhnig
Innenrinde		0,285	0,255	0,306	
Kambium		0,482	0,437	—	
Hadromparenchym		0,404	0,404	—	
Markzellen		0,275	0,25	—	

## Beleg 282.

## Stengel-Rindenzellen.

	8. II. 14	16. II. 14
I. Schicht (außen)	0,34	0,30
II. " "	0,34	0,30
III. " (innen)	0,36	0,32
	F = 10	T = 40
Bemerkungen	Föhnig	Bedeckt Föhnig

## Beleg 283.

## Wurzel-Rindenzellen.

16. II. 14.		Bemerkungen
I. Schicht	0,375	Wie Beleg 282 II
II. "	0,41	

<sup>1)</sup> ca. 1 cm hinter der Spitze.

**Funaria hygrometrica.**

Beleg 284. 27. IV. 13.

Nummerierung	Blatt- spreite	Blattnerv	Bemerkungen
Spitze 1	0,273	0,336	T = 160
2	0,297	0,36	
3	0,319	0,405	
4	0,382	0,425	
Basis 5	0,404	0,495	

Beleg 285. 27. V. 13.

Nummerierung	Blatt- spreite	Blattnerv	Bemerkungen
Spitze 1	0,273	0,315	T = 100 W = schwach
2	0,297	0,36	
3	0,319	0,382	
4	0,34	0,405	
Basis 5	0,382	0,425	

Beleg 286. 3. VI. 13.

Nummerierung	Blatt- spreite	Blattnerv	Bemerkungen
Spitze 1	0,275	0,292	T = 140
2	0,304	0,315	
3	0,34	0,336	
4	0,359	0,36	
Basis 5	0,404	0,405	

Beleg 287.

Siehe Tabelle 5. Messung 24. VII. 13.

Beleg 288.

Siehe Tabelle 5. Messung 4. VIII. 13.

Beleg 289.

Tagesschwankung.

27. VIII. 13	3h a	6h a	9h a	1h p	5h p	8h p	12h p
Spreihe 1	0,319	0,297	0,297	0,319	0,34	0,404	0,359
2	0,34	0,319	0,34	0,404	0,382	0,466	0,382
3	0,382	0,354	0,382	0,447	0,435	0,51	0,404
4	0,435	0,382	0,447	0,406	0,447	0,531	0,447
5	0,489	0,447	0,531	0,489	0,51	0,552	0,466
Nerv 1	0,405	0,54	0,562	0,45	0,472	0,425	0,45
2	0,45	0,607	0,652	0,517	0,54	0,517	0,517
3	0,517	0,652	0,675	0,562	0,607	0,54	0,562
4	0,585	0,675	0,698	—	0,652	0,63	0,652
5	0,607	0,698	0,72	0,675	0,72	0,698	0,72

## Beleg 290.

Datum	12.VII. 13	14.VII. 13	15.VII. 13	4.VIII. 13	18. IX. 13	16. III. 14	21. III. 14
Spreite 1	0,359	0,359	0,359	0,359	0,34	0,359	0,435
2	0,382	0,382	0,435	0,382	0,359	0,382	0,447
3	0,435	0,435	0,447	0,435	0,435	0,404	0,466
4	0,447	—	0,489	0,474	0,466	0,466	0,51
5	0,489	0,466	0,552	0,538	0,531	0,489	0,531
Nerv 1	0,45	0,495	0,495	0,585	0,472	0,472	0,405
2	0,585	0,54	0,54	0,63	0,517	0,562	0,435
3	—	0,562	0,562	0,652	0,562	0,585	0,517
4	0,675	0,585	0,63	0,64	0,585	0,607	0,54
5	—	0,63	0,675	—	0,652	0,652	0,607
Stengelepidermis	0,475	0,50	0,55	0,575	0,55	0,55	0,50
„ parenchym	0,55	0,525	0,575	0,575	0,50	0,55	0,475
Parench. d. unterird. Stengels	0,425	0,45	0,475	0,50	0,55	0,525	0,50
Bemerkungen	T = 16° W = schw. Sonnensch.	T = 17° W = schw. Sonnensch.	T = 15,5° W = stark Bedeckt	T = 19,5° W = schw. Sonnensch.	T = 6,5° W = schw. Sonnensch.	T = 6° W = stark R = stark	T = 3° W = schw. R = schw.

## Beleg 291.

## Einfluß der Besonnung.

27. X. 13	Direkte Sonne	Schatten	Bemerkungen
Spreite 1	0,319	0,297	T = 14,5°
2	0,382	0,34	
3	0,404	0,404	
4	0,466	0,447	
5	0,577	0,595 (?)	
Nerv 1	0,425	0,405	
2	0,495	0,495	
3	0,585	0,585	
4	0,675	0,63	
5	—	0,675	

## Beleg 292.

## Einfluß der Temperatur.

3. XI. 13	9h a	11h a	1h p	5h p	Bemerkungen
Spreite 1	0,319	0,319	0,404	0,319	Die Exemplare waren an einer nicht von der Sonne beschienenen Stelle. Boden feucht
2	0,359	0,382	0,435	0,319	
3	0,382	0,404	0,466	0,382	
4	0,415	0,447	0,489	0,382	
5	0,51	0,51	0,53	0,447	
Nerv 1	0,36	0,382	—	0,425	
2	0,405	0,405	—	0,472	
3	0,45	0,45	—	0,517	
4	—	0,482	—	0,562	
5	0,577	0,595	—	0,585	
T	10	100	160	100	
W	stark	mittel	0	0	
S = 0	bedeckt	bedeckt	bedeckt	bedeckt	
R	0	0	0	0	

## Beleg 293. 9. II. 14.

Nummerierung	Blattspreite	Blattnerv	Bemerkungen
Spitze 1	0,404	0,425	T = 40
2	0,447	0,472	
3	0,595	0,652	
4	0,68	0,68	
Basis 5	—	—	

## Beleg 294.

Siehe Tabelle 54.

Am 12. III. 14 8<sup>h</sup> V. wurde *Funaria* ins Laboratorium gebracht, dort auf den Tisch gelegt und in der in Beleg 295 angegebenen Zeit untersucht. Die Zimmertemperatur schwankte während der Zeit der Untersuchung von 16,5—17,5° C.

## Beleg 295.

Einfluß der Austrocknung durch Liegenlassen an der Luft.

12. III. 14	8 <sup>h</sup> a (frisch)	8 <sup>15</sup> a	8 <sup>30</sup> a	9 <sup>h</sup> a	10 <sup>h</sup> a	12 <sup>h</sup> M.
Spreite 1	0,297	0,33	0,348	0,371	0,413	0,452
2	0,309	0,33	0,371	0,393	0,452	0,474
3	0,309	0,371	0,392	0,413	0,474	0,495
4	0,33	0,392	0,413	0,452	0,494	0,516
5	0,371	0,413	0,434	0,474	0,516	0,516
Nerv 1	0,382	0,404	0,435	0,447	0,466	0,489
2	0,404	0,435	0,447	0,466	0,489	0,51
3	0,435	0,447	0,466	0,489	0,51	0,51
4	0,489	0,489	0,51	0,51	0,531	0,531
5	0,531	0,531	0,531	0,552	0,552	0,552

## Zitierte Literatur.

- Copeland, E. W., Über den Einfluß von Licht und Temperatur auf den Turgor. Diss. Halle a. S. 1896.
- Drabble E. and H., The relation between the osmotic strength of cell sap in plants and their physical environment. (The biochemical Journal. II. 1907. S. 117—132.)
- Faber, F. C., Über Transpiration und osmotischen Druck bei den Mangroven. (Ber. d. dtsh. bot. Ges. Bd. XXXI. 1913. S. 277—281.)
- Fitting, H., Die Wasserversorgung und die osmotischen Druckverhältnisse der Wüstenpflanzen. (Ztschr. f. Bot. 1911. S. 209—275.)
- Hannig, E., Untersuchungen über die Verteilung des osmotischen Druckes in der Pflanze in Hinsicht auf die Wasserleitung. (Ber. d. dtsh. bot. Ges. Bd XXX. S. 194—204.)
- Hilburg, O., Über Turgeszenzänderungen in den Zellen der Bewegungsgelenke. (Unters. a. d. bot. Inst. zu Tübingen. Bd. 1. 1881. S. 1—37.)
- ost, L., Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. 3. Aufl. Jena 1913.



- Kny, L., Der Turgor der Markstrahlzellen. (Landwirtsch. Jahrb. Bd. XXXVIII 1909. S. 375—394.)
- Lidforss, Die wintergrüne Flora. Lund 1907.
- Pfeffer, W., Druck und Arbeitsleistung durch wachsende Pflanzen. (Abhdl. d. math.-phys. Klasse d. Kgl. Sächs. Ges. d. Wissensch. 1893. S. 235—474.).
- Rysselberghe van, Influence de la température sur la perméabilité du protoplasme vivant pour l'eau et les substances dissoutes. (Recueil de l'institut botan. Bruxelles. Tom. V. 1902.)
- Senn, G., Der osmotische Druck einiger Epiphyten und Parasiten. (Separat- abdr. aus Verhdl. d. Naturf. Ges. in Basel. Bd. XXIV. S. 179—183.)
- Strasburger, E., Über den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen. Jena 1891.
- Vries, H. de, Untersuchungen über die mechanischen Ursachen der Zellstreckung etc. Leipzig 1877.
- Eine Methode zur Analyse der Turgorkraft. (Jahrb. f. wissensch. Botan. Bd. 14. S. 427.)
- Wieler, A., Plasmolytische Versuche mit unverletzten phanerogamen Pflanzen. (Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. V. 1887. S. 375—380.)
- Winkler, A., Über den Einfluß der Außenbedingungen auf die Kälteresistenz ausdauernder Gewächse. (Jahrb. f. wissensch. Botan. Bd. 52. S. 467—506.)
-











1



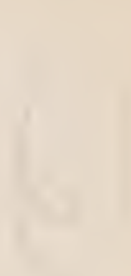
2



3



4



5



6



7



8



9



10



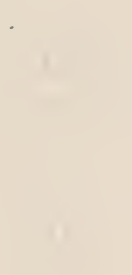
11



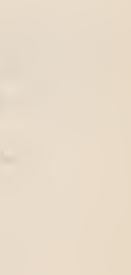
12



13



14



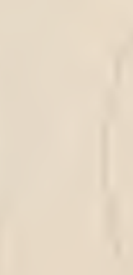
15



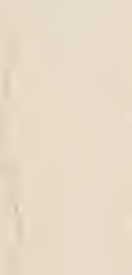
16



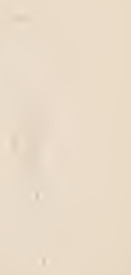
17



18



19



20





a



b

Fig. 1



Fig. 5



Fig. 4







Fig. 2



Fig. 3



In unserem Verlage erscheint ferner:

# HEDWIGIA

Organ

für

Kryptogamenkunde und Phytopathologie

nebst

Repertorium für Literatur.

---

Redigiert

von

Prof. Dr. Georg Hieronymus in Berlin.

---

Begründet 1852 durch Dr. Rabenhorst  
als »Notizblatt für kryptogamische Studien«.

---

Erscheint in zwanglosen Heften. — Umfang des Bandes ca. 36 Bogen gr. 8°.

Preis des Bandes M. 24.—.

---

Vielfachen Nachfragen zu begegnen, sei bekannt gegeben, daß komplette Serien der HEDWIGIA vorhanden sind.

Bei Abnahme der vollständigen Serie werden 25% Rabatt gewährt.

Die Preise der einzelnen Bände stellen sich wie folgt:

Jahrgang 1852—1857 (Band I)	M. 12.—
„ 1858—1863 ( „ II)	„ 20.—
„ 1864—1867 ( „ III—VI)	„ 6.—
„ 1868 ( „ VII)	„ 20.—
„ 1869—1872 ( „ VIII—XI)	„ 6.—
„ 1873—1888 ( „ XII—XXVII)	„ 8.—
„ 1889—1891 ( „ XXVIII—XXX)	„ 30.—
„ 1892—1893 ( „ XXXI—XXXII)	„ 8.—
„ 1894—1896 ( „ XXXIII—XXXV)	„ 12.—
„ 1897—1902 ( „ XXXVI—XLI)	„ 20.—
„ 1903 ( „ XLII)	„ 24.—
Band XLIII—LVII	„ 24.—

DRESDEN-N.

Verlagsbuchhandlung C. Heinrich.









New York Botanical Garden Library



3 5185 00232 4539

